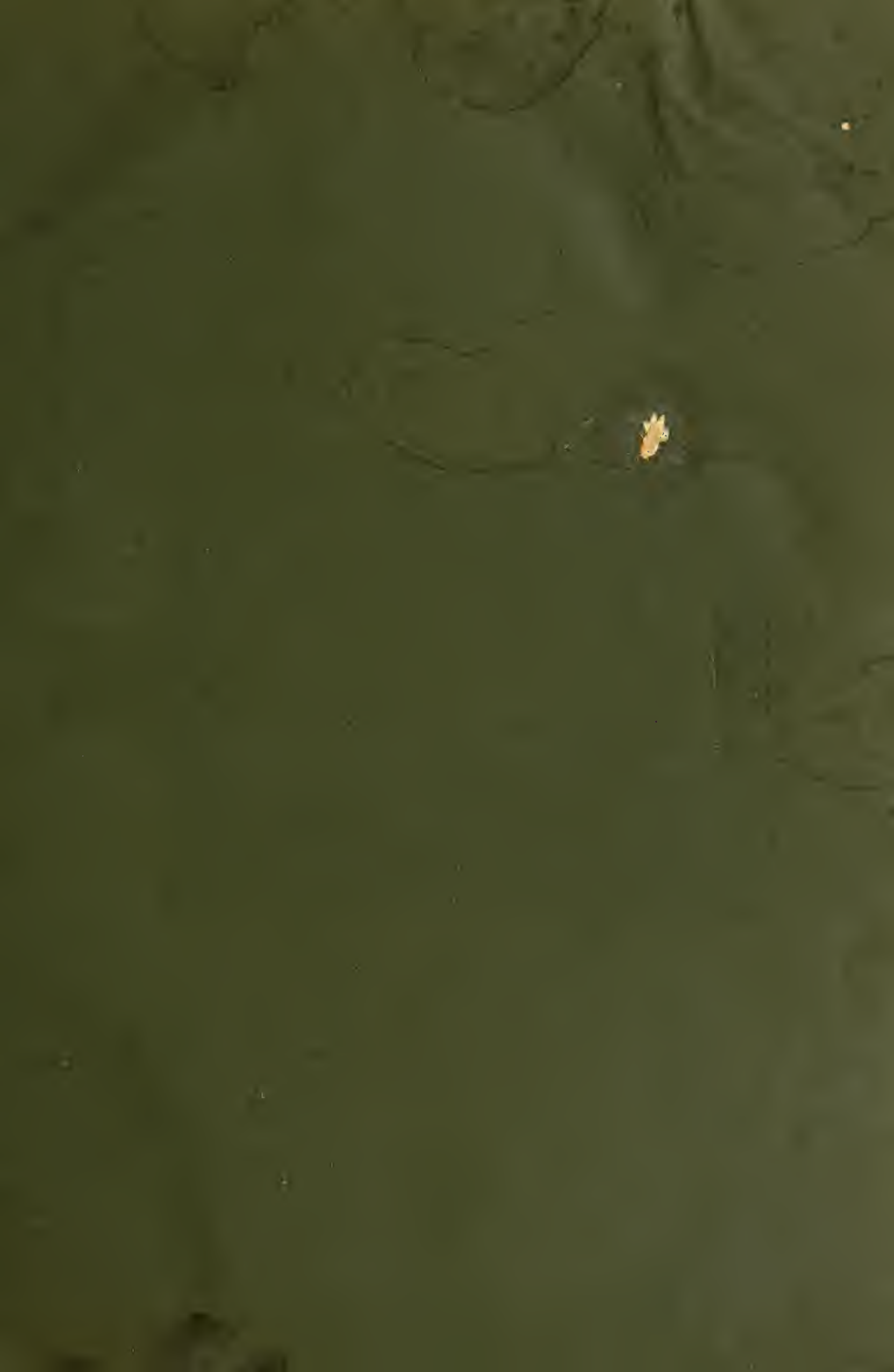
ROBERT WIEDERSHEIM,

GRUNDRISS DER VERGLEICHENDEN ANATOMIE.

ZWEITE AUFLAGE.





GRUNDRISS

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

DER

WIRBELTHIERE

FÜR STUDIRENDE BEARBEITET

VON

DR. ROBERT WIEDERSHEIM,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE UND VERGLEICHENDEN ANATOMIE, DIRECTOR DES ANATOMISCHEN INSTITUTES DER UNIVERSITÄT FREIBURG I./B.

ZWEITE, GÄNZLICH UMGEARBEITETE UND STARK VERMEHRTE AUFLAGE.

MIT 302 HOLZSCHNITTEN.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1888.

149

Vorwort zur ersten Auflage.

Wenn sich auch mein in den Jahren 1882—83 erschienenes Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere nach mancher Richtung hin als brauchbar erwiesen haben sollte, so bin ich mir doch wohl bewusst, dass dies nach einer Seite hin nicht der Fall gewesen ist. Es ist, wenn ich mich so ausdrücken darf, kein Studentenbuch geworden. Dazu war das zusammengebrachte, wissenschaftliche Material, wie das bei der ersten Bewältigung eines ausgedehnten Stoffes nur allzuleicht zu geschehen pflegt, zu wenig gesichtet, d. h. Wichtiges und Nebensächliches zu wenig auseinander gehalten, und auch die da und dort eingeflochtenen Discussionen mögen für den Gang der Darstellung nicht überall förderlich gewesen sein.

So entstand in mir der Gedanke, bevor ich in einer zweiten Auflage jene Fehler verbessern könnte, an die Abfassung eines ganz neuen, in einem kleineren Rahmen sich bewegenden Buches heranzutreten. Dabei folgte ich dankbar und gerne dem Rathe meines Herrn Verlegers, nach dem Vorgange anderer Autoren, durch verschiedenen Schriftcharakter den Grundtext von dem mehr Nebensächlichen zu scheiden und so den Stoff für den Anfänger zu einem durchsichtigeren zu gestalten.

Aus diesem Grund habe ich mich auch auf die allernöthigsten Abbildungen beschränken zu sollen geglaubt, so dass ich nur etwa ein Drittel der früheren und nur eine kleine Zahl von neuen Figuren aufgenommen habe.

Als wesentliche Verbesserung dem ersten Buche gegenüber dürften die mit grösserer Sorgfalt ausgeführten, farbigen Gefässbilder anzusehen sein; ferner habe ich nicht versäumt, auf Grund der in den letzten zwei Jahren erschienenen, grossen Fachlitteratur überall den neuesten wissenschaftlichen Standpunkt zu vertreten und so manche Capitel, wie z. B. die Wirbeltheorie des Schädels, sowie gewisse Abschnitte des Integumentes, des Nervensystems und der Sinnesorgane gänzlich umzuarbeiten.

Dass ich dabei die Autorennamen aus dem Text weggelassen, dagegen jedem Capitel eine kurze Litteratur-Uebersicht angefügt habe, dürfte sich als nicht unpraktisch erweisen.

Im Uebrigen aber verfolgt dieses neue Buch dieselbe Idee, wie das frühere. Hier wie dort war ich bestrebt, den Leser, und vor Allem den Studirenden der Medicin, zu einer wissenschaftlichen Auffassung der Anatomie hinzuleiten und ihm den innigen Zusammenhang aller biologischen Disciplinen zu klarem Bewusstsein zu bringen.

Freiburg i/B. im Juli 1884.

Der Verfasser.

Vorwort zur zweiten Auflage.

Seit dem Erscheinen der ersten Auflage des „Grundrisses“ sind vier Jahre verflossen, und was dieser, wenn auch nur kurze Zeitraum, für den Fortschritt der biologischen Wissenschaften zu bedeuten hat, bedarf für die Fachgenossen keiner weiteren Erörterung. Vieles, was veraltet war, habe ich allerdings in der zweiten Auflage meines Lehrbuches verbessert, allein seit dem Erscheinen derselben sind bereits wieder zwei Jahre vergangen und so ist auch dort Vieles der Correctur bedürftig.

Wenn ich aus diesem Grunde die Gelegenheit zu einer Neubearbeitung des „Grundrisses“ gerne ergriff, so war ich mir dabei meiner schwierigen

Aufgabe wohl bewusst, da ich einerseits entschlossen war, das Buch seines allzu skizzenhaften Charakters zu entkleiden, andrerseits mir aber in der Aufnahme neuen Stoffes weises Masshalten auferlegen musste. Vielleicht habe ich nicht immer das Richtige getroffen und den gleichmässigen Fluss der Darstellung nach Form und Ausdehnung nicht überall eingehalten. Ich denke dabei z. B. an das Venensystem, auf das ich, unterstützt durch eine umfangreiche, neue Litteratur, sowie durch briefliche Mittheilungen, die ich Herrn Dr. Hochstetter in Wien verdanke, ganz besondere Sorgfalt verwendet habe. Hieraus wird mir aber wohl Niemand, der mit dem Lückenhaften unserer bisherigen Kenntnisse in diesem Gebiete vertraut ist, einen ernstlichen Vorwurf machen. Allein nicht nur hierin habe ich die verbessernde Hand angelegt, sondern auch in den einleitenden Bemerkungen über die Anlage und den allgemeinen Bauplan des Thierkörpers, in den Capiteln über die Mammarorgane, die Wirbelsäule, das Kopfskelet, das Vogelbecken, das gesammte Nervensystem und das Geruchsorgan. Ferner erhielten eine wesentlich andere Fassung jene Abschnitte, die von der Glandula thymus und thyreoidea, der Darmmucosa der Fische, den Pori abdominales, dem Respirationsapparat der Vögel, den branchialen Arterienbogen, dem Vornieren- und Urnierensystem, sowie von der Anlage der Geschlechtsdrüsen und den Nebennieren handeln.

Ganz neu sind jene Capitel, welche die Beziehungen zwischen Mutter und Frucht sowie die Stammesentwicklung der Wirbelthiere im Allgemeinen betreffen. Mancher Leser hätte letztere wohl gerne weiter ausgeführt gesehen, allein ich glaubte, dabei gewisse Grenzen einhalten zu sollen, und zwar nicht nur, weil hier noch Vieles schwankend und unsicher erscheint, sondern vor Allem deshalb, weil mir ein für Studirende bestimmtes Buch nicht als der richtige Platz erschien, auf welchem Hypothesen mit ihrem Für und Gegen auszufechten sind. Aus diesem Grund habe ich den betreffenden Passus nur in sehr allgemeiner Form gehalten und mich darauf beschränkt, den inneren, auf die Blutsverwandtschaft sich gründenden Verband aller thierischen Organismen hervorzuheben.

Was das Nervensystem anbelangt, so schöpfte ich hierin aus dem wechselseitigen Gedankenaustausch mit meinen früheren Schülern, beziehungsweise jetzigen Collegen van Wijhe und Beard vielfach neue Anregung. Ihnen gebührt daher mein freundlicher Dank; nicht minder

dankbar gedenke ich meines hochverehrten Herrn Verlegers, der in bekannter hochsinniger Weise Alles daran setzte, auch dieser zweiten, durch eine grosse Zahl neuer Abbildungen verbesserten Auflage eine durchaus würdige Gestalt zu verleihen.

So möge denn das Buch, das in Folge seiner gänzlichen Umarbeitung fast den Namen eines neuen Werkes verdient, sich einer freundlichen Aufnahme erfreuen dürfen. Welche Tendenz es verfolgt, habe ich am Schlusse des Vorwortes zur ersten Auflage bereits ausgesprochen.

Freiburg i/B., im August 1888.

Der Verfasser.

Inhaltsverzeichniss.

Specieller Theil.

Uebersicht über grössere Werke der vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte im Allgemeinen.

A. E. von Bär. *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Königsberg* 1828—1837.

F. M. Balfour. *Handbuch der vergl. Embryologie. Deutsch v. B. Vetter.* 2 *Bde. Jena* 1881.

H. G. Bronn. *Die Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Leipzig und Heidelberg. Noch in Fortsetzung begriffen.*

F. Jeffrey Bell. *Comparative Anatomy and Physiology. London* 1885.

W. H. Caldwell. *The Embryology of Monotremata and Marsupialia. Part I. Philos. Transact. of the Royal Society of London. Vol.* 178. 1887. (*In Fortsetzung begriffen.*) (*Enthält zugleich die ganze Monotremen- und Marsupialier-Literatur.*)

G. Cuvier. *Leçons d'anatomie comparée V. Vol. Paris* 1799—1805. *Deutsch und mit Anmerkungen versehen von H. Froriep und J. F. Meckel.*

A. Dohrn. *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functions-Wechsels. Leipzig* 1875.

Derselbe. Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mittheil. a. d. Zool. Station zu Neapel. 1882 *begonnen; in Fortsetzung begriffen.*

A. Ecker. *Icones physiologicae. Leipzig* 1852—1859.

M. Foster *und* **F. M. Balfour.** *Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Thiere. Deutsch von N. Kleinenberg. Leipzig* 1876.

C. Gegenbaur. *Grundzüge der vergl. Anatomie. Leipzig* 1870.

Derselbe. Grundriss der vergl. Anatomie. Leipzig 1878.

E. Haeckel. *Generelle Morphologie der Organismen.* 2 *Bände. Berlin* 1866.

A. Haddon. *An Introduction to the Study of Embryology. London* 1887.

O. Hertwig. *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere.* 2. *Auflage. Jena* 1888.

G. B. Howes. *An Atlas of practical elementary Biology. London* 1885.

T. H. Huxley. *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Deutsch von Fr. Ratzel. Breslau* 1873.

A. Kölliker. *Entw.-Geschichte des Menschen und der höheren Thiere.* 2. *Aufl. Leipzig* 1879.

Derselbe. Grundriss der Entw.-Geschichte des Menschen und der höheren Thiere. II. Aufl. Leipzig 1884.

A. Macalister. *Introduction to Animal Morphology. II. Bd.* (*Vertebraten*).

A. Milnes Marshall *und* **C. H. Hurst.** *A junior Course of practical Zoology. II. Ed. London* 1888.

J. F. Meckel. *System der vergl. Anatomie. VI Bde. Halle* 1821—1833.

H. Milne Edwards. *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. VIII Bde. Paris* 1857—1865.

J. Müller. *Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin* 1834—45.

R. Owen, *Anatomy of Vertebrates.* 3 *Bde. London* 1866—68.

T. J. Parker *A Course of Instruction in Zootomy* (*Vertebrates*). *London* 1884.

H. Rathke. *Entwickl.-Geschichte der Wirbelthiere. Leipzig* 1861.

R. Remak. *Untersuch. über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin* 1850—55.

O. Schmidt. *Handbuch der vergl. Anatomie. VIII. Aufl. Jena* 1882.

v. Siebold *u.* Stannius. *Handbuch der Zootomie. Berlin* 1854. *Von dem Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere ist nur Bd. I. Heft* 1—2 (*die Anatomie d. Fische, Amphibien und Reptilien enthaltend*) *erschienen.*

C. Vogt *u.* E. Yung. *Lehrb. der pract. vergleichenden Anatomie. Braunschweig* 1885 (*noch nicht vollendet*).

R. Wiedersheim. *Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbelthiere, auf Grundlage der Entwicklungsgeschichte.* 2te *Aufl. Jena* 1886.

K. Zittel. *Handbuch der Palaeontologie. München u. Leipzig.* [*Abtheilung der Wirbelthiere begonnen* 1887. *In Fortsetzung begriffen.*]

Verzeichniss wichtiger, auf einzelne Thiere und Thiergruppen sich erstreckender Arbeiten, insoweit sie in vorstehender Uebersicht nicht bereits enthalten sind.

Fische und Dipnoër.

L. Agassiz. *Rech. sur les poissons fossiles. V. Vol. av. atlas* 1833—1843.

H. Ayers. *Beitr. z. Anat. und Physiol. der Dipnoër. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII. N. F. XI. Bd.* 1884.

F. M. Balfour. *A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London* 1878.

F. M. Balfour *and* W. N. Parker. *On the Structure and Development of Lepidosteus. Philos. Trans. of the Royal Soc. London* 1882.

Th. Bischoff. *Lepidosiren paradoxa. Leipzig* 1840.

Cuvier *et* Valenciennes. *Hist. nat. des poissons. XXII. Vol.* 1828—48.

C. Emery *Fierasfer. Studi intorno alla Sistematica, l'Anatomia e la Biologia delle specie mediterranee di questo genere. Reale Accademia dei Lincei* 1879—80. *Anno CCLXXVII.*

A. Günther. *Ceratodus. Philos. Transact. of the Royal Soc. London* 1871.

C. Hasse. *Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung der Wirbelsäule. Jena* 1879. *Besonderer Theil, I. und II. Lief. Jena* 1882. *Ergänzungsheft* 1885.

B. Hatschek. *Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten a. d. zool. Institut der Universität Wien.* 1882.

J. Hyrtl. *Lepidosiren paradoxa. Abhdl. d. böhm. Gesellsch. d. Wissensch.* 1845.

C. Kupffer. *Die Entwicklung des Herings im Ei. Jahresber. d. Commission zur wissensch. Unters. der deutschen Meere in Kiel für die Jahre* 1874—76. *Berlin* 1878.

P. Langerhans. *Untersuch. über Petromyzon Planeri. Verhdl. d. Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i/B.* 1875.

F. Leydig. *Beitr. z. mikr. Anat. und Entw.-Geschichte der Rochen und Haie. Leipzig* 1853.

Derselbe. Anat.-histol. Unters. über Fische und Reptilien. Berlin 1853.

W. Salensky. *Entw. des Sterlets (Acipenser ruthenus). II Theile. Verhdl. der Naturf. Gesellsch. zu Kasan* 1878—79 *Französ. Uebersetzg. im Arch. de Biologie. T. II.* 1881.

A. Schneider. *Beitr. z. vergl. Anat. und Entw.-Gesch. der Wirbelthiere. Berlin* 1879.

W. B. Scott. *Beitr. zur Entw.-Geschichte der Petromyzonten. Morphol. Jahrb. Bd. VII.* 1881.

Derselbe. The Embryology of Petromyzon. Journ. of Morphology. Vol. I. 1887.

C. Vogt. *Embryologie des Salmones. Neuchâtel* 1842.

Amphibien.

H. Credner. *Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Planen'schen Grundes bei Dresden. Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Gesellsch. Leipzig* 1881—86 (*in Fortsetzung begriffen*).

A. Dugès. *Rech. sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges. Paris* 1834.

A. Ecker *und* **R. Wiedersheim.** *Die Anatomie des Frosches. Braunschweig* 1864—1882.

J. G. Fischer. *Anat. Abhandl. über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg* 1864.

A. Götte. *Entw.-Geschichte der Unke. Leipzig* 1875.

M. Rusconi. *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandra terrestre. Pavie* 1854.

P. *und* **F. Sarasin.** *Ergebnisse naturwiss. Forschungen auf Ceylon in den Jahren* 1884—1886. *II. Bd. I.—II. Heft. Zur Entw.-Gesch. und Anat. der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus. Wiesbaden* 1887.

R. Wiedersheim. *Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua* 1875.

Derselbe. Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

Reptilien.

J. F. van Bemmelen. *Beitr. zur Kenntniss der Halsgegend bei Reptilien I. Anat. Theil. Amsterdam* 1888.

Duméril *et* **Bibron.** *Érpétologie générale. Paris* 1834—1854.

F. Leydig. *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen* 1872.

H. Rathke. *Entw.-Gesch.* 1) *der Natter,* 2) *der Schildkröten,* 3) *der Crocodile. Königsberg* 1837, *Braunschweig* 1848 *und* 1866.

R. Wiedersheim. *Zur Anat. und Physiol. des Phyllodactylus europaeus ect. Morph. Jahrb. I.* 1876.

Derselbe. Labyrinthodon Rütimeyeri. Abhdl. d. Schweizer-palaeontolog. Gesellschaft. Vol. V. 1878.

Vögel.

W. Dames. *Ueber Archaeopteryx. Palaeont. Abhandlungen. Herausgegeb. von W. Dames und E. Kayser. Bd. II. Heft* 3. *Berlin* 1884.

M. Fürbringer *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. I. Specieller Theil: Brust, Schulter und proximale Flügelregion der Vögel. II. Allgemeiner Theil: Resultate und Reflexionen auf morphol. Gebiete, systematische Ergebnisse und Folgerungen. Amsterdam* 1888.

M. v. Menzbier. *Vergl. Osteologie der Pinguine ect. Bull. Soc. Impér. des Naturalistes de Moscou.* 1887.

O. C. Marsh. *Odontornithes, a Monograph on the extinct toothed birds of North-America. Washington* 1880.

F. Tiedemann. *Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg* 1810—14.

Säugethiere.

van Beneden *und* **Gervais**. *Ostéographie des Cétacées. Paris* 1868—80.

E. D. Cope. *Report upon the U. St. Geogr. Surveys west of* 100th *Meridian. Vol. IV. Palaeontology*. 1877.

L. Frank. *Anatomie der Hausthiere. Stuttgart* 1871.

Gurlt. *Handb. der vergl. Anatomie der Haussäugethiere. Berlin* 1860.

W. Leche. *Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora ect. K. Schwed. Acad. d. Wissensch. Bd. XX.* 1882.

Derselbe. Ueber die Säugethiergattung Galeopithecus. Ebendaselbst. 1885.

L. Leidy. *The ancient Fauna of Nebraska.* 1853.

Derselbe. Contrib. to the extinct Vertebrate Fauna of the Western Territories. United States' Geological Survey. I. Washington 1873.

O. C. Marsh. *Dinocerata, an extinct order of gigantic Mammals. Washington* 1884.

J. F. Meckel. *Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica. Leipzig* 1826.

L. Rütimeyer. *Die Fauna der Pfahlbauten der Schweiz. Basel* 1861.

Derselbe. Beitr. zur Kenntniss der fossil. Pferde. Basel 1863.

Derselbe. Versuch einer natürl. Geschichte des Rindes. Abh. der Schweiz. palaeontol. Gesellschaft. Bd. XXII. 1877*fg.*

Derselbe. Die natürl. Geschichte der Hirsche. Ebendaselbst 1880.

M. Weber. *Studien über Säugethiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen. Jena* 1886.

R. Wiedersheim. *Der Bau des Menschen als Zeugniss für seine Vergangenheit. Berichte der Naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i/B. II. Bd.* 1887.

Einleitung.

I. Ueber das Wesen und die Bedeutung der vergleichenden Anatomie.

Bevor es sich um eine Vergleichung der Formerscheinungen der thierischen Organismen in ihrer fertigen Gestalt handeln kann, ist die Frage nach der Entstehung, d. h. nach den Entwicklungsgesetzen derselben zu beantworten. Zu diesem Zweck hat die „Vergleichende Anatomie" die **Ontogenie** und die **Paläontologie** mit in den Kreis ihrer Betrachtung zu ziehen. Erstere befasst sich mit der Entwicklungsgeschichte des Individuums, letztere erstrebt die Kenntniss der untergegangenen Organismen in ihrer geologischen Aufeinanderfolge, d. h. ihrer Stammesgeschichte (Phylogenie).

Beide Wissenschaften ergänzen sich insofern, als die Ontogenie in ihren einzelnen Etappen eine im Individuum sich vollziehende Wiederholung der Stammesgeschichte darstellen kann. Dabei ist aber wohl im Auge zu behalten, dass jene Wiederholung in vielen Fällen als keine reine (Palingenese) zu betrachten ist, sondern dass häufig genug durch Anpassung erworbene „Fälschungen" mit unterlaufen, welche die ursprünglichen Verhältnisse entweder gar nicht mehr oder doch nur mehr oder weniger verwischt zeigen (Caenogenese). Zwei Factoren sind es, die hierbei eine wichtige Rolle spielen, die Vererbung und die Variationsfähigkeit. Während erstere das conservative, auf die Erhaltung des Bestehenden gerichtete Princip darstellt, resultirt aus der zweiten eine unter dem Einfluss des Wechsels äusserer Verhältnisse stehende Veränderung des Thierkörpers, den wir somit nicht als starr und unveränderlich, sondern gleichsam wie in stetigem Fluss begriffen aufzufassen haben. Die daraus hervorgehenden „Anpassungen" werden dann, sofern sie ihrem Träger von Nutzen sind, wieder auf die Nachkommen vererbt werden und so im Laufe der Erdperioden zu immer weiteren Veränderungen führen. So stehen also Vererbung und Anpassung in steter Wechselwirkung, und wenn wir diese Thatsache in ihrer vollen Bedeutung erfassen, so eröffnet sich uns dadurch nicht nur ein Einblick in die Blutsverwandtschaft der thierischen Organismen im Allgemeinen, sondern wir gewinnen daraus auch ein Verständniss für zahlreiche Organe und Organtheile, die uns in ihrer rückgebildeten, rudimentären Form im fertigen, ausgebildeten Thierkörper einfach unerklärlich sein und bleiben würden.

Eine weitere grosse Rolle in der Anbahnung eines klaren morpho-

logischen Verständnisses spielt die Lehre von den Formelementen sowie diejenige von den Functionen, d. h. die **Histologie** und **Physiologie**. Indem sich so alle auf den genannten Arbeitsgebieten gewonnenen Resultate gegenseitig ergänzen und zu einem einheitlichen Ganzen durchdringen, entspringt daraus eine helle Leuchte für unsere Kenntniss der thierischen Organisation im Allgemeinen, d. h. der Zoologie im weitesten Sinne.

Die Formelemente, d. h. die Bausteine des Körpers, bestehen im Wesentlichen aus **Zellen** und **Fasern**. Sie verbinden sich zu **Geweben** und aus diesen bauen sich die **Organe** auf, welch' letztere sich dann weiterhin zu **Organsystemen** vereinigen.

Die Gewebe scheiden sich in folgende vier Hauptklassen:

1) in das **Epithel-** und in das genetisch auf letzteres zurückführbare **Drüsengewebe**;
2) in das **Stützgewebe** (Bindegewebe, Knorpel, Knochen);
3) in das **Muskel-** } **Gewebe**.
4) in das **Nerven-** }

Auf Grund des physiologischen Verhaltens kann man das Epithel- und das Stützgewebe als passive, das Muskel- und Nervengewebe als active Gewebe bezeichnen.

Unter Organen versteht man gewisse, auf eine bestimmte physiologische Function gerichtete Apparate, wie z. B. die gallenbereitende Leber, die mit dem Gasaustausch betrauten Kiemen und Lungen, das als Blutpumpe functionirende Herz etc.

Die Organsysteme, wie sie der Reihe nach in diesem Buche abgehandelt werden sollen, sind folgende: 1) die äusseren Körperdecken, das sogenannte Integument; 2) das Skelet; 3) die Muskulatur mit den elektrischen Organen; 4) das Nervensystem mit den Sinnesorganen; 5) die Organe der Ernährung, der Athmung, des Kreislaufs, des Harn- und Geschlechtssystems.

II. Entwicklung und Bauplan des Wirbelthierkörpers.

Die im vorigen Abschnitte als Bausteine des Organismus bezeichneten Formelemente, d. h. die Zellen, stammen alle von einer einzigen Urzelle ab, nämlich vom **Ei**. Dieses bildet also den Ausgangspunkt für den gesammten Thierkörper und soll deshalb seiner fundamentalen Bedeutung wegen hier etwas eingehender besprochen werden. Die sich daran knüpfende Schilderung der Entwicklungsvorgänge kann sich aber, dem Plane dieses Buches entsprechend, natürlicherweise nur in einem ganz allgemeinen Rahmen bewegen.

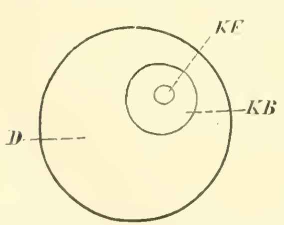


Fig. 1. Das unbefruchtete thierische Ei. *D* Dotter, *KB* Keimbläschen, *KF* Keimfleck.

Das unbefruchtete thierische Ei stellt ein rundliches Bläschen dar, in dessen Innerem man drei verschiedene Theile unterscheidet, den Dotter (vitellus), das Keimbläschen (Vesicula germinativa) und den Keimfleck (Macula germinativa). Die Aussenhülle des Eies wird von der sog. Dotterhaut (Membrana vitellina) gebildet.

Da das thierische Ei in der soeben geschilderten, ursprünglichen Form den Grundtypus einer **Zelle** darstellt, so haben wir nur die

Bezeichnungen zu wechseln, indem wir für Dotter den Namen Protoplasma, für Keimbläschen Kern (Nucleus) und für Keimfleck Kernkörperchen (Nucleolus) setzen[1]). Eine äussere Begrenzungshaut, der Membrana vitellina entsprechend, ist kein integrirender Bestandtheil der Zelle, sie kann sich aber aus einer Verdichtung der Randzone des Protoplasmas entwickeln, beruht also schon auf einem Differenzirungsvorgang.

Der Dotter besteht aus zwei verschiedenen Substanzen, welche als Bildungsdotter und Nahrungsdotter unterschieden werden. Ihre gegenseitigen Lagebeziehungen im Ei können sehr mannigfache sein und dasselbe gilt auch für ihre Mischungsverhältnisse. Dies ist deshalb von Wichtigkeit, weil der gleich näher zu schildernde Furchungsprocess in der Art und Weise seines Verlaufs dadurch stark beeinflusst wird. Es kann übrigens hierauf jetzt noch nicht näher eingegangen werden und ich beschränke mich vorderhand nur darauf, hervorzuheben, dass der mit activer Kraft ausgestattete Bildungsdotter zum Aufbau des Thierkörpers eine directe Verwendung findet, während der eine Art von Vorrathsmaterial darstellende Nahrungsdotter erst secundär in obigem Sinne herbeigezogen wird.

Während das Ei heranreift, gehen in seinem Innern gewisse Veränderungen vor sich, welche es zur Aufnahme des männlichen Zeugungsstoffes vorbereiten. Die dabei sich abspielenden Vorgänge können hier nicht näher verfolgt werden und es mag genügen, auf das Endresultat hinzuweisen. Dieses besteht in der Ausstossung eines Theiles des Keimbläschens, und zwar unter Erscheinungen, wie sie die Zelltheilung begleiten (Karyokinese).

Die Bedeutung dieses Vorganges, der Bildung der sogenannten Richtungskörper, wird von A. Weismann in folgender Weise aufgefasst. Mit O. Hertwig und Strasburger sieht er in dem Chromatin die wichtigste Substanz der Zelle, den materiellen Träger der Entwicklungs-Tendenzen, die Vererbungssubstanz; er stellt sich vor, dass diese Substanz es sei, welche das Wesen einer Zelle, ihre Gestaltung und ihre fernere Entwicklung bestimme, ihr also den Stempel ihrer specifischen Natur aufdrücke. Darauf fussend schliesst er weiter, dass das Chromatin, welches die junge, noch wachsende Eizelle beherrscht und ihr das bestimmte histologische Gepräge der betreffenden Art gibt, nicht dieselbe Substanz sein könne, welche später das Chromatin der reifen, befruchtungsfähigen Eizelle ausmacht, denn dieses übt ja ganz andere Wirkungen auf die Eizelle aus, zwingt sie zur Furchung und Embryonalbildung. Er nimmt nun an, dass mit der Abschnürung der ersten Richtungszelle diejenige Hälfte der Kernsubstanz aus dem Ei entfernt werde, welche bis jetzt die Herrschaft darin führte, indem sie der jungen Eizelle den histologischen Stempel aufdrückte, ihre histologische Ausbildung leitete. Er nennt diese

1) Die Uebereinstimmung zwischen Zelle und Ei erstreckt sich auch auf die feineren, ausserordentlich verwickelten Structurverhältnisse des Protoplasmas und des Kerns resp. des Vitellus und der Vesicula germinativa. Hier wie dort begegnen wir zwei verschiedenen Substanzen, einer Art von Gerüstsubstanz von maschiger Beschaffenheit, dem Spongioplasma oder Chromatin, und einer mehr flüssigen Masse, welche jene maschigen Hohlräume durchdringt, dem Hyaloplasma oder Achromatin. Beide Substanzen sind, je nach verschiedenen physiologischen Zuständen, einem beständigen Wechsel unterworfen und dies gilt in erster Linie für das Spongioplasma des Kerns, welches bei der Fortpflanzung der Zelle resp. beim Furchungsprocess des Eies eine hochwichtige Rolle zu spielen berufen ist.

Substanz histogenes Idioplasma der Eizelle oder kurz: ovogenes Plasma. Durch die Entdeckung des sogenannten „Zahlengesetzes der Richtungskörper“, welches besagt, dass bei befruchtungsbedürftigen Eiern stets zwei Richtungskörper gebildet werden, bei parthenogenetischen aber stets nur eines, erhielt diese Ansicht eine starke Stütze und wurden andere Deutungen der Richtungskörper ausgeschlossen, wie sie früher von Minot, E. van Beneden und Balfour versucht worden waren. Freilich wurde dadurch auch zugleich auf eine Verschiedenheit in der Natur des ersten und des zweiten Richtungskörpers hingedeutet, welche es unmöglich machte, die Kernsubstanz des zweiten ebenfalls als ovogenes Plasma anzusehen.

Zur Erklärung dieser zweiten Halbirung der Kernsubstanz der Eizelle nimmt Weismann die folgende Erklärung zu Hilfe. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung vereinigen sich gleiche Mengen mütterlicher Vererbungssubstanz (Chromatins) mit solchen väterlicher Vererbungssubstanz. Da nun jede dieser beiden Substanzen nicht völlig gleichartig ist, sondern sich aus einer gewissen Anzahl von ähnlichen Substanzen der Vorfahren zusammensetzt, aus „Ahnenplasmen“, wie Weismann dieselben nennt, so muss also bei jeder Befruchtung die Zahl der Ahnenplasmen sich verdoppeln. Im phyletischen Beginn der geschlechtlichen Fortpflanzung wird diese Verdoppelung auch eine Zeit lang ohne Massenzunahme möglich gewesen sein, aber nur so lange, als die einzelnen Ahnenplasmen noch mehrfach vorhanden waren. Sobald ihre Zahl so sehr gewachsen war, dass von jedem derselben nur noch eines vorhanden war, gab es nur noch ein Mittel, um ein grenzenloses Wachsthum der Masse der Vererbungssubstanz zu verhindern, nämlich eine Herabsetzung der Zahl der Ahnenplasmen, welche in jeder der beiden Keimzellen vorhanden waren, auf die Hälfte. Diese Herabsetzung nun geschieht nach Weismann bei der Eizelle durch die Abschnürung des zweiten Richtungskörpers, seine Entfernung bedeutet die Halbirung der Zahl der Ahnenplasmen. Es ist klar, dass diese Halbirung auch bei der männlichen Keimzelle statthaben muss, wo sie indessen bis jetzt noch nicht mit derselben Sicherheit nachgewiesen werden konnte, wenn auch gewisse Erscheinungen der Spermatogenese sich so deuten lassen. Die Weismann'sche Theorie gibt zugleich die Erklärung dafür, warum bei parthenogenetischen Eiern nur einmalige Halbirung der Kernsubstanz eintritt, da hier eben nur das ovogene Kernplasma aus dem Ei entfernt werden muss, damit die eigentliche Vererbungssubstanz, das Keimplasma allein, fortan das Ei beherrschen und seine Embryonalentwicklung leiten kann. Eine zweite Halbirung braucht nicht einzutreten, da bei Parthenogenese kein fremdes Keimplasma zu dem des Eies hinzukommt, folglich auch keine Vermehrung der Ahnenplasmen eintritt, deren Zahl sich vielmehr durch alle Generationen hindurch gleichbleibt.

Wenn man nun auch heute noch nicht mit Sicherheit sagen kann, ob Weismann's Theorie ganz das Richtige getroffen hat, so ist doch nicht zu leugnen, dass sie auf manche, bisher dunkle Punkte der Fortpflanzungslehre Licht in einer Weise wirft, welche vermuthen lässt, sie könne nicht sehr ferne vom Ziel vorbeigeschossen haben. Um nur Einiges anzuführen, so wird durch sie die Thatsache der fast bis zur Identität gesteigerten Aehnlichkeit solcher Zwillinge verständlich, welche aus einem Ei stammen, denn hier ist es genau das gleiche Keimplasma, welches beiden Kindern den Ursprung gab. Umgekehrt lässt sich auch leicht verstehen, warum Zwillinge, die aus zwei verschiedenen Eiern

stammen, sich niemals so ähnlich sehen, sondern nur den Grad von Aehnlichkeit besitzen, den Kinder desselben Elternpaares in der Regel aufweisen. Denn es ist klar, dass bei der Halbirung des Keimplasmas, welche in jeder reifen Eizelle einer Mutter ihren Ablauf nimmt, selten oder nie genau die nämliche Combination von Ahnenplasmen ausgestossen, folglich auch selten oder nie im Ei zurückbleiben wird. Das Keimplasma verschiedener Eier derselben Mutter muss deshalb verschieden sein und verschieden veranlagten Kindern den Ursprung geben. So begreift man, warum die Kinder eines menschlichen Elternpaares niemals identisch sind, es seien denn Zwillinge aus einem Ei.

Wie schon früher angedeutet wurde, ist die Verschmelzung des männlichen Geschlechtsstoffes, d. h. der **Samenzelle**, mit dem Ei eine unerlässliche Bedingung für die embryonale Entwicklung des letzteren. Die zur Schaffung eines neuen Individuums führende **Befruchtung** beruht also auf einer materiellen Vereinigung der Zeugungsstoffe beider Geschlechter oder genauer ausgedrückt: des **Samenkerns** und **Eikerns**, welche zum **Furchungskern** verschmelzen. Die letzte Ursache der Vererbung beruht somit auf der molecularen Structur der beiden Geschlechtszellen und jene Structur ist der morphologische Ausdruck des Artcharakters.

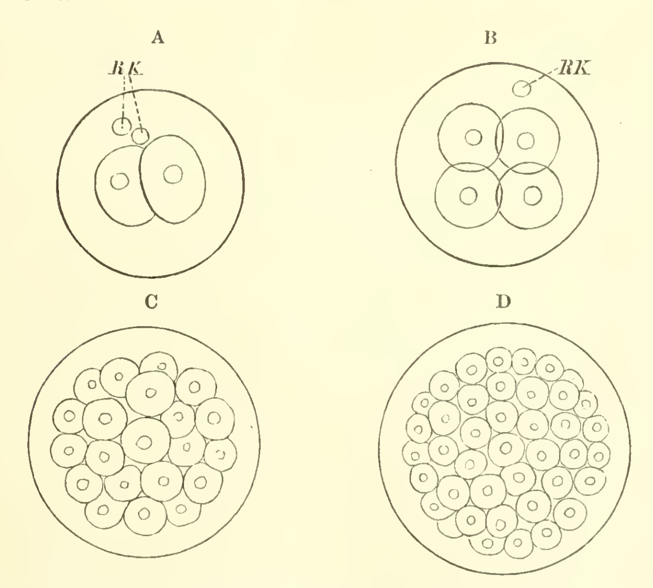


Fig. 2. A Erstes Furchungsstadium. B u. C Weitere Furchungsstadien. *RK* Richtungskörper. D Morulastadium.

Nachdem der Furchungskern gebildet ist, spaltet er sich nach einer kurzen Ruhezeit in zwei gleiche Hälften, welche als zwei neue Centren die Theilung des ganzen Eies in zwei Hälften vorbereiten.

Die definitive Theilung oder, was dasselbe bedeutet, der Beginn des **Furchungsprocesses** geschieht durch Bildung einer Ringfurche, welche tiefer und tiefer einschneidet, bis die Trennung eine vollständige ist.

Damit ist das erste Stadium des Furchungsprocesses vollendet, und indem das zweite sich auf ganz dieselbe Weise einleitet, ist das Resultat eine Theilung in vier, dann in Folge des immer weiter fortschreitenden Processes in 8, 16, 32 etc. immer kleiner werdende Kugeln, wovon jede ihren eigenen Kern besitzt. Kurz aus dem ursprünglichen, einer einzigen Zelle entsprechenden Ei ist nun eine Vielheit von Zellen geworden, die das Baumaterial des Thierkörpers darstellt und die man wegen ihrer Aehnlichkeit mit einer Maulbeere **Morula** zu nennen pflegt (Fig. 2 D).

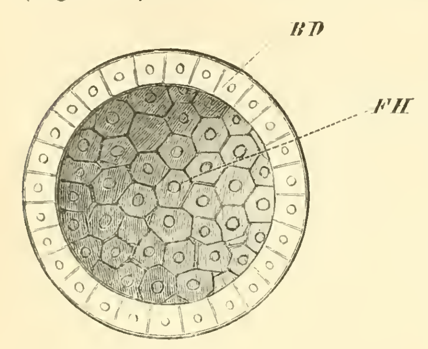


Fig. 3. Blastula. *BD* Blastoderm. *FH* Furchungshöhle.

Indem sich nun im Innern dieser Morula eine mit Flüssigkeit erfüllte Höhle bildet, entsteht die sog. **Keimblase** oder **Blastula**. Die den Hohlraum umschliessenden, peripheren Zellen nennt man die **Keimhaut** oder das **Blastoderm** (Fig. 3 *BD*). Anfangs nur aus einer einzigen Zelllage bestehend, wird das Blastoderm später zwei- und endlich gar dreischichtig. Diese drei Schichten bezeichnet man ihrer Lage nach als das **äussere**, **mittlere** und **innere Keimblatt**, oder als das **Ektoderm (Epiblast)**, **Mesoderm (Mesoblast)** und **Entoderm (Hypoblast)**.

Der oben in seinen Grundzügen geschilderte Furchungsprocess kann nun, wie früher schon erwähnt, auf Grund einer ungleichen Vertheilung des Bildungs- und Nahrungsdotters, beziehungsweise in Folge einer massenhaften Ansammlung des letzteren gewisse Modificationen seines ursprünglichen Verhaltens erfahren. Dieselben fallen in den Kreis der caenogenetischen Erscheinungen und finden ihren Ausdruck entweder in einer ungleichmässigen oder gar nur in einer partiellen Furchung. Die ursprüngliche, äquale, auf das gesammte Ei sich erstreckende Furchung findet sich bei den Säugethieren und unter den übrigen Wirbelthieren (bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium wenigstens) auch bei Amphioxus. Eine inäquale Furchung tritt auf bei weitaus der grössten Zahl der Amphibien [1]), bei Knorpelganoiden und Cyclostomen. Selachier, Knochenfische, Reptilien und Vögel zeigen von Anfang an eine partielle Furchung. Letztere Art stellt die stärkere Modification der äqualen Furchung dar.

Die Frage nach der Entstehung der Keimblätter ist, weil von principieller Bedeutung, eine der brennendsten in der Morphologie und bis heute ist man hierüber noch zu keinem ganz vollständig befriedigenden Abschluss gelangt. Eines aber lässt sich doch mit Sicherheit behaupten, nämlich das, dass die Eier sämmtlicher Wirbelthiere von der Blastula aus in ein Stadium eintreten oder in früheren Zeiten einmal eingetreten sind, welches man als **Gastrula** bezeichnet. Diese Entwicklungsform kann man sich aus der Blastula so hervorgegangen denken. dass sich die Wand derselben (Fig. 3 *BD*) in sich selbst einstülpt, woraus dann ein Sack mit doppelter Wandung resultirt. Die äussere stellt nach wie vor das Ektoderm dar, welches als Schutz-

1) Die einzige Ausnahme machen die Schleichenlurche (Gymnophionen).

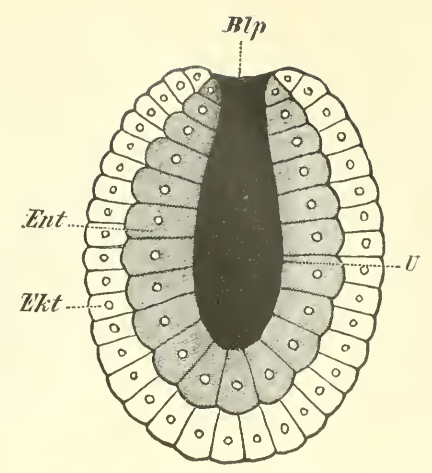


Fig. 4. Gastrula. *Ekt* Ektoderm, *Ent* Entoderm, *Blp* Blastoporus, *U* Urdarmhöhle.

und Empfindungsorgan fungirt, während die innere, das Entoderm, einen centralen Hohlraum, die primäre Darmhöhle (Archenteron) umschliesst und als assimilirender, verdauender Urdarm zu betrachten ist. Aus dem Ektoderm geht später das gesammte Nervensystem, die Sinneszellen, die Epidermis mit ihren Derivaten, sowie ein gewisser Abschnitt des Urogenitalapparates (Vornierengang) hervor, aus dem Entoderm dagegen entstehen die Darmepithelien, die Darmdrüsen, sowie die epithelialen Bestandtheile der Lungen, der Schilddrüse, der Thymus, der Leber und des Pankreas. An der Uebergangsstelle beider Keimblätter ineinander findet sich eine Oeffnung, die man als **Urmund (Blastoporus)** (Fig. 4 *Blp*) bezeichnet.

Wenn man sich nun aber auch auf die eben angegebene Weise das Ekto- und Entoderm, d. h. die beiden primären epithelialen Grenzblätter[1]), ursprünglich entstanden denken kann, so ist damit das Problem der Mesodermbildung noch nicht als vollkommen gelöst zu betrachten. Was bis jetzt darüber ausgesagt werden kann, ist kurz Folgendes: Das Mesoderm ist eine secundäre, phyletisch jüngere Bildung, als die beiden anderen Keimblätter. In vielen Punkten an das „Mesenchym" der Wirbellosen erinnernd, nimmt es seine erste Entstehung immer von jener Stelle aus, wo das Ektoderm und das Entoderm ineinander übergehen, also von der Gegend des Urmundes, oder, was für höhere Vertebraten dasselbe bedeuten will, von der Primitiv-Rinne aus. Zwischen den beiden übrigen Keimblättern sich entwickelnd, fällt ihm als erste und wichtigste Aufgabe die Bildung von Blutzellen und zwar zunächst von weissen (Leukocyten, Lymphzellen) zu; weiterhin entstehen aus ihm das Herz, die Gefässe, die Lederhaut, die gesammte Stütz- oder Bindesubstanz, d. h. Bindegewebe, Fettgewebe, Knorpel und Knochen, ferner die serösen Häute, der weitaus grösste Theil des Harn- und Geschlechtsapparates, sowie endlich die Musculatur.

Ein im mesodermalen Gewebe vorhandener, grosser Spaltraum zerlegt dasselbe in eine parietale, der Innenfläche des Ektoderms sich anlegende, und in eine viscerale, mit dem Entoderm verwachsende Schicht. Erstere bezeichnet man als Hautfaserblatt (Somatopleura), letztere als Darmfaserblatt (Splanchnopleura) (Fig. 5 und 6 *SoP*, *SpP*). Der die beiden trennende Spaltraum stellt die Körperhöhle, das **Coelom**, dar.

---

1) Dabei ist wohl zu beachten, dass sich jener principielle Unterschied bezüglich der histologischen Differenzirung der einzelnen Keimblätter nicht in der ganzen Thierreihe — und ich habe dabei gewisse Typen der Wirbellosen im Auge — mit derselben Schärfe und Gesetzmässigkeit durchführen lässt.

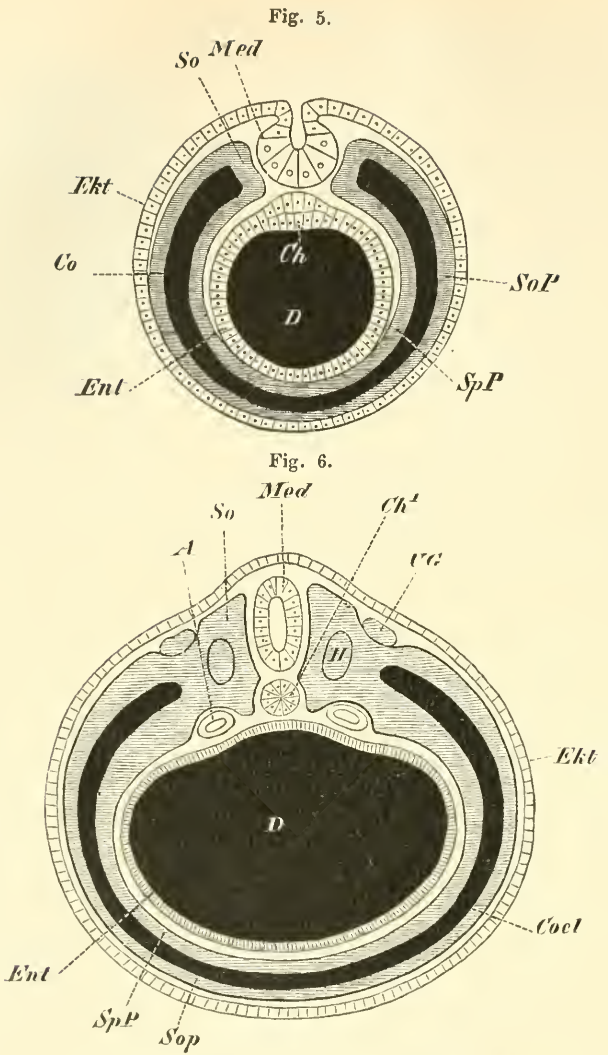


Fig. 5 u. 6. *D* Darm, *Ent* Entoderm, in Fig. 5 bei *Ch* in Wucherung begriffen zur Chordaanlage, *Ch*¹ (Fig. 6) die vom Entoderm abgeschnürte Chorda, *So* Somiten, *UG* Vornieren- resp. Urnierengang, *A* Aorta, *SpP* Splanchnopleura, *SoP* Somatopleura, *Coel* Coelom, *H* Spuren des abgeschnürten Coeloms im Innern der Somiten, *Ekt* Ektoderm, *Med* Medullarrohr, welches in Fig. 5 eben im Begriff steht, sich vom Ektoderm abzuschnüren. In Fig. 6 ist dies bereits geschehen. (Beide Figuren schematisch.)

Der dorsale Bezirk des Mesoderms, welcher rechts und links entlang der Mittellinie liegt, zeigt schon in sehr früher embryonaler Zeit eine Gliederung oder **Segmentirung** in einzelne hinter einander liegende Abschnitte, welche man als Ursegmente oder als **Somiten**[1]) bezeichnet. Der im Innern derselben befindliche Hohlraum hängt ursprünglich mit dem Archenteron zusammen und stellt eine in meta-

1) Der lateralwärts, beziehungsweise ventralwärts von der Somiten-Zone liegende Bezirk, d. h. die sogenannten Seitenplatten, zeigen nie eine Segmentirung.

merer Weise erfolgende Aussackung desselben dar. Später wird jene Verbindung gelöst (vergl. das Urogenitalsystem).

Die Somiten stehen in engster Beziehung zur Bildung des Axenskeletes, der Rumpfmusculatur und des Urogenitalapparates. In der weiteren Entwicklung des Wirbelthierkörpers macht sich nun die uns von der Gastrula her bekannte Tendenz des Eies, durch Höhlen- und Faltenbildungen Formveränderungen einzugehen, immer mehr geltend, und um letztere in ihrem Zustandekommen verstehen zu können, muss ich etwas weiter ausholen.

Fig. 7.

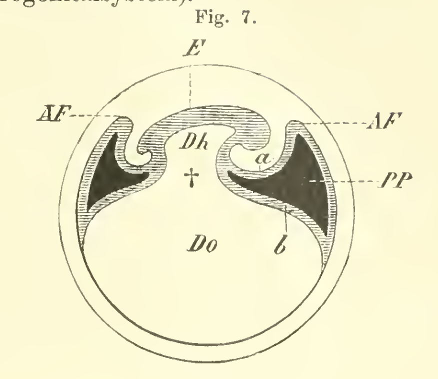


Fig. 8.

Bei allen Vertebraten findet sich in einer gewissen Entwicklungsperiode auf dem dorsalen Pol des Eies eine verdickte scheibenförmige Stelle, welche sich von der übrigen Eicircumferenz mehr oder weniger deutlich abhebt. Dies ist die sogenannte **Keimscheibe**, d. h. die eigentliche Leibesanlage, und während nun an ihrem Vorder- und Hinterende, sowie zu beiden Seiten Furchen tiefer und tiefer einschneiden, wird die Abhebung vom Dotter eine immer deutlichere. Die weitere Folge davon ist, dass die Verbindung der Leibesanlage mit dem ventral anhängenden Dottersack, d. h. der Ductus vitello-intestinalis, eine immer grössere Beschränkung erfährt, bis sie endlich nach Verbrauchung des gesammten Dottermateriales gänzlich schwindet (Fig. 7 *Do*, †, Fig. 8 und 9 bei †). Gleichzeitig treten bei höheren Wirbelthieren, nämlich bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren, an eben den Stellen, wo wir die Furchen einschneiden sahen, Falten auf, welche

Fig. 9.

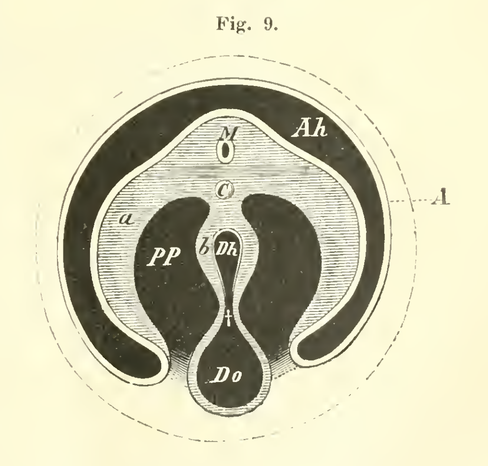


Fig. 7, 8, 9. Bildung des Körper- und Darmnabels. Schema. Fig. 7 u. 8 stellen einen Längs-, Fig. 9 einen Querschnitt dar. *E* Embryo. *Dh* Darmhöhle, *Do* Dottersack, † Ductus vitello-intestinalis. *PP* Pleuro-peritoneal —, *Ah* Amnionhöhle, *AF* Amnionfalte, *A* Amnion, *Al* Allantois, *a* u. *b* Somato- und Splanchnopleura. *M* Medulla spinalis, *C* Chorda dorsalis.

man als Kopf-, Schwanz- und Seitenfalten bezeichnet. Diese erheben sich nun höher und höher, und indem sie endlich dorsalwärts miteinander zur Verschmelzung kommen, entsteht daraus ein häutiger, kuppelartig den Embryo überspannender, eine Flüssigkeit einschliessender Sack, das sogenannte **Amnion** oder die Schafhaut (Fig. 7 *AF*, Fig. 8 und 9 *A*, *A*, *Ah*, *Ah*).

Auf Grund dieses Verhaltens pflegt man die genannten drei höheren Wirbelthierklassen als **Amnioten** den zwei niederen, d. h. den Fischen und Amphibien, bei welchen es zu keiner Amnionbildung kommt, als den **Anamnia** gegenüberzustellen.

Wenn ich bisher den Dottersack nur als Nahrungsquelle des sich aufbauenden Leibes bezeichnet habe, so muss ich jetzt noch hinzufügen, dass derselbe, in Folge eines auf seiner Oberfläche sich ausbreitenden Gefässnetzes, auch als Athmungsorgan fungirt. Letzteres ist aber nur von vorübergehendem Bestande, da sehr frühe schon eine aus dem hinteren Darmabschnitt hervorgehende gefässführende Ausstülpung an dessen Stelle tritt. Dieses neue Respirationsorgan, welches auch zur Aufnahme des Urnierensecretes dient („embryonaler Harnsack“), wird **Allantois** genannt. Anfangs nur von geringem Umfange, dehnt

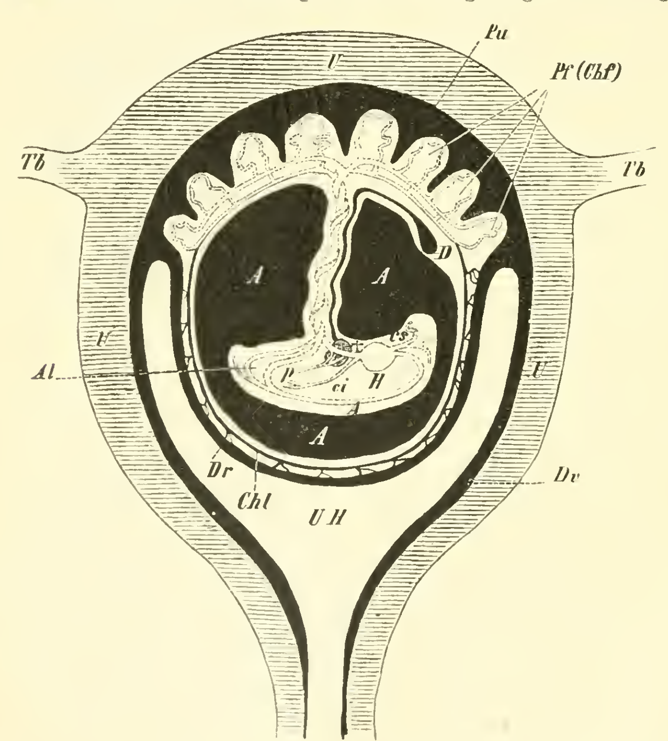


Fig. 10. Schematisches Durchschnittsbild durch den schwangeren Uterus des Menschen.

U Uterus, *Tb*, *Tb* Tuben, *UH* Uterushöhle, *Dv* Decidua vera, welche bei *Pu* zur Placenta uterina wird, *Dr* Decidua reflexa, *Pf* Placenta foetalis (Chorion frondosum), *Chl* Chorion laeve, *A*, *A* die von einer Flüssigkeit erfüllte Höhle des Amnion.

Innerhalb befindet sich der an der Nabelschnur hängende Embryo. *H* Herz, *Ao* Aorta, *ci* und *cs* Vena cava inferior und superior, *p* Vena portarum, *Al* Allantoisarterien (Art umbilicalis), † die von der Vena umbilicalis durchsetzte Leber, *D* das rudimentäre Dotterbläschen.

es sich bald mehr und mehr aus und umwächst den Embryo als schlauchartig gestaltete Blase, welche sich — den Gasaustausch vermittelnd — der Eischalen-Innenfläche eng anlegt. Später, wann sich die Embryonal-Entwicklung ihrem Abschluss nähert, geht die Allantois eine allmälige Rückbildung ein. Ihr proximales schlauchartiges Ende jedoch kann sich blasenartig ausdehnen und so die **Vesica urinaria** (Harnblase) bilden.

Das Thier verlässt nun das Ei und bedient sich, unter gleichzeitigem Wechsel der Circulations-Verhältnisse des Blutes, seiner Kiemen (Fische und Amphibien resp. deren Larven) oder gleich seiner Lungen (Amnioten) als neuer Respirationsorgane.

Die eben geschilderten Verhältnisse, welche in einem späteren Capitel, das von den Beziehungen zwischen Mutter und Frucht handeln wird, eine weitere Ausführung erfahren werden, gelten für die Embryonen sämmtlicher Vertebraten, allein von den Säugethieren kommen hierbei nur die zwei niedersten Gruppen, nämlich die Schnabel- und Beutelthiere in Betracht. Die übrige, weitaus grössere Zahl der Mammalia bringt es, nachdem die obgenannten Entwicklungsstadien durchlaufen sind, noch zur Entwickluung sogenannter Cotyledonen, beziehungsweise einer **Placenta**, weshalb man dieselben als **Placentalia** den **Aplacentalia** (Schnabel- und Beutelthiere) gegenüberstellt. Das Wesen der Placentarbildungen beruht darin, dass die auf der Allantois verlaufenden Gefässe in das Gewebe der Gebärmutter einwachsen, dort mit dem mütterlichen Blutsystem in Verbindung treten und so einen äusserst innigen, ernährenden und zugleich respiratorischen Connex zwischen Mutter und Frucht vermitteln.

Zur weiteren Schilderung des Aufbaues des Thierkörpers ist vor Allem hervorzuheben, dass einstweilen, in Folge weiterer Faltungs- und Abschnürungsprocesse, drei weitere sehr wichtige Organe in die Erscheinung getreten sind, nämlich das **Neuralrohr**, das **Visceralrohr** und die zwischen beide sich einschiebende **Rückensaite** (Chorda dorsalis). Alle drei Gebilde liegen streng median, genau in der Längsachse des Körpers, was zur Folge hat, dass letzterer sowohl im Median- wie im Querschnitt jene zwei Röhren und zugleich einen bilateral symmetrischen Aufbau erkennen lässt (Fig. 11).

Das Neuralrohr umschliesst das Rückenmark und das Gehirn, welch' beide man als centrales Nervensystem dem peripheren gegenüberstellt. Das Visceralrohr (Coelom), welches später durch die in den fleischigen Leibesdecken entstehenden Rippen eine weitere Festigung erfährt, enthält die Eingeweide. Die Rippen, welche elastische, bogenförmig verlaufende Spangen darstellen, stehen mit der auf Grundlage der Chorda dorsalis sich aufbauenden knorpeligen oder knöchernen Wirbelsäule in Gelenkverbindung und eine grössere oder geringere Zahl derselben kann in der ventralen Mittellinie das sogenannte Brustbein erreichen, wodurch die Ringform des beiderseitigen Rippenbogens eine vollständige wird.

Das sich erweiternde Vorderende des Neural- und Visceralrohres tritt dadurch in nächste Beziehung zur Aussenwelt, dass sich in ersterem das Gehirn und die höheren Sinnesorgane, d. h. der Sitz der höheren geistigen Functionen, des Intellectes, in letzterem gewisse Vorrichtungen zur Nahrungsaufnahme und Athmung entwickeln.

Man bezeichnet diesen Körperabschnitt als den Kopf, an welchen sich weiter nach hinten der Hals und Rumpf anschliessen. In den

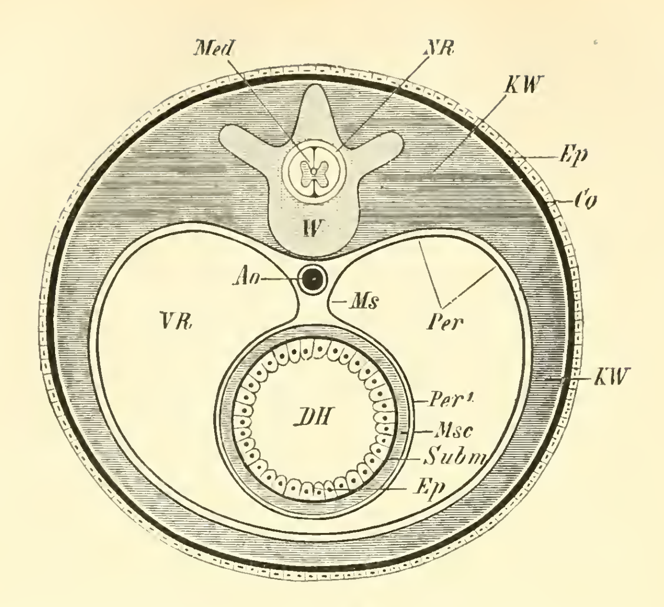


Fig. 11. Querschnitt durch den Wirbelthierkörper, schematisch. *W* Wirbelsäule, welche die Neuralröhre *NR* bildet. In dieser liegt das Rückenmark (*Med*) mit seiner peripheren, weissen und seiner centralen, grauen Substanz. *Ep* Epidermis, *Co* Corium oder Cutis, *KW* Körperwand (Somatopleura), *VR* Visceralröhre, vom Peritoneum (Serosa) *Per* ausgekleidet. Dieses sogenannte Peritoneum parietale erzeugt bei *Ms* (Mesenterium) eine in die Visceral-Röhre einspringende Falte, welche als Peritoneum viscerale (Per^1) das Darmrohr umschliesst, *DH* Darmhöhle, von einem Epithel *Ep* ausgekleidet. Auswärts davon liegt die Submucosa (*Subm*) und nach aussen von dieser die Musculatur des Darmes (*Msc*). *Ao* Aorta.

hinteren Bereich des letzteren fallen die Ausführungsgänge des Darmes und des Urogenitalapparates. Der hinterste, keine Leibeshöhle mehr umschliessende Körperabschnitt führt den Namen Schwanz. Hals und Rumpf fasst man als Stamm zusammen und stellt ihm die von ihm auswachsenden Gliedmassen als Appendiculär-Organe gegenüber.

Aus der obigen Darstellung, in welcher ich den Aufbau des Vertebraten-Körpers in seinen Grundzügen klar zu legen versucht habe, erhellt, dass in einer gewissen Entwicklungsperiode desselben ein deutlicher Zerfall in gleichmässige Segmente, die als Somiten man bezeichnet, auftritt.

In späteren Stadien begegnet man dann noch weiteren Gliederungen, wie sie sich in der Anlage der embryonalen Harndrüsen, im Bau der Wirbelsäule und der Lage der Rippen und der kurzen Rückenmuskeln etc. aussprechen.

Auf Grund dieser Thatsachen könnte man sich — und in gewissem Sinne ist diese Annahme auch sicherlich berechtigt — veranlasst fühlen, eine gegliederte wirbellose Thierform als Stammvater der heutigen Wirbelthiere zu betrachten. Dabei ist aber wohl zu bedenken, dass die Tendenz zur Gliederung aller der letztgenannten Organe in der Ontogenese verhältnissmässig spät erfolgt, so dass sich nur unsichere phylogenetische Speculationen daran knüpfen lassen. Anders aber verhält es sich in dieser Beziehung mit der — wenn ich mich so aus-

drücken darf — Urgliederung der embryonalen Stammzone, d. h. mit dem Auftreten der Somiten. Darin liegt gewiss der Hinweis auf eine sehr alte, segmentirte Ahnform, allein auch diese kann nicht als der eigentliche Ausgangspunkt für die Entstehung der ersten Urchordaten betrachtet werden, und zwar sprechen zwei schwerwiegende Gründe dagegen: erstens einmal die, wie wir früher schon gesehen haben, erst secundär gemachte Erwerbung des Mesoderms, d. h. des Bildungsmateriales jener Somiten, und zweitens die absolut einheitliche, ungegliederte Anlage des Centralnervensystems. Letzteres aber geht bekanntlich aus einem jener epithelialen Keimblätter hervor, die, weil sie ein ungleich höheres Alter besitzen als das verhältnissmässig junge Mesoderm, in erster Linie massgebend sind für die Lösung phylogenetischer Probleme. Auf Grund davon muss man annehmen, dass eine anfangs ungegliederte Urform unter dem Einfluss des Muskelsystems allmälig gegliedert wurde. Erst später traten dann, im Interesse günstigerer Ursprungs- und Ansatzpunkte, Skelettheile hinzu, welche zugleich ihre stützende und schützende Wirkung auszuüben im Stande waren.

Auf weitere Betrachtungen über die Urgeschichte der heutigen Wirbelthiere einzugehen, ist hier nicht der Ort und es soll genügen, nur jenen kurzen Ausblick in eine graue Vorzeit eröffnet zu haben, für deren Aufhellung, wie dies in der Natur der Sache liegt, von Seiten der Paläontologie Nichts zu erwarten ist.

In richtiger Erkenntniss dieser Thatsache hat man von der vergleichenden Entwicklungsgeschichte Aufschluss geheischt und sie sollte, wie ich dies schon anfangs erörtert habe, in jener Hinsicht ergänzend eintreten. Wenn nun auch nicht zu leugnen ist, dass sich dieses Arbeitsgebiet als ein äusserst fruchtbares erwiesen hat, so sind die Resultate doch noch lange nicht ausreichend, um einen klaren Einblick und eine einheitliche Auffassung zu erzielen. Mit der Anhäufung des wissenschaftlichen Materials wuchs vielmehr der Widerstreit der Meinungen und von einer Wiedergabe derselben muss ich hier ebenfalls absehen. Trotz alledem steht aber Eines fest, und das ist der innerliche, auf die Blutsverwandtschaft sich gründende Connex zwischen den beiden grossen Gruppen der thierischen Organismen, den Wirbellosen und Wirbelthieren, mögen nun die verbindenden Zwischenformen beschaffen gewesen sein, wie sie wollen.

Die systematische Zoologie hat auf Grund der verwandtschaftlichen Beziehungen der Thiere zu einander dieselben in gewisse Abtheilungen und Unterabtheilungen gebracht, die man als Klassen, Ordnungen, Unterordnungen, Familien, Gattungen und Arten bezeichnet.

Es mag am Platze sein, die Hauptvertreter der grösseren Gruppen, soweit sie sich auf die Wirbelthiere beziehen, kurz zu betrachten.

A. Acrania

Amphioxus.

B. Craniota

a) **Anamnia** (ohne Amnion)

Ichthyopsiden:

1) Pisces:
   Cyclostomata (Saug- und Rundmäuler) [Myxinoiden und Petromyzonten]
   Selachii (Squali, Rajae)
   Holocephali
   Ganoidei (Knorpel- und Knochenganoiden)
   Teleostei (Physostomi (mit offenem—) und Physoclysti (mit geschlossenem Verbindungsgang zwischen Vorderdarm und Schwimmblase).

2) Dipnoi:
   [Monopneumones (Ceratodus) und Dipneumones (Protopterus und Lepidosiren).]

3) Amphibia:
   Urodela (Perennibranchiata, Derotremata, Salamandrina)
   Gymnophiona (fusslose Schleichenlurche)
   Anura (Frösche, Kröten).

b) **Amniota** (Vertebraten, welche während der Fötalzeit ein Amnion entwickeln).

Sauropsiden:

1) Reptilia:
   Chelonii
   Saurii
   Ophidii
   Crocodilini

2) Aves:
   Ratitae (Laufvögel)
   Carinatae (Flugvögel).

Mammalia:

1) Aplacentalia
   a) Ornithodelphia (Monotremata, Schnabelthiere, ovipar),
   b) Didelphia (Marsupialia, Beutelthiere).

2) Placentalia
   Edentata, Sirenia, Cetacea, Ungulata, Hyracoidea, Proboscidea, Rodentia, Chiroptera, Insectivora, Carnivora, Lemuroidea, Primates.

Die allmälige Entwicklung der Wirbelthiere auf der Erde, graphisch dargestellt nach H. Credner.

Fische	Amphibien und Reptilien	Vögel	Säuger	Mensch	Periode	Formation
					des Dominirens der Warmblüter, vorzüglich des Menschen	Alluvium
					des Dominirens der Säugethiere, der erste Mensch	Diluvium Tertiär
					des Maximums der Entwicklung der Reptilien, die ersten Vögel und Säugethiere	Kreide, Jura, Trias
					Die ersten Amphibien und Reptilien	Dyas, Carbo nische Formation
					ziemlich zahlreiche Fische (Panzerganoiden)	Devon'sche Formation
					Die ersten vereinzelten Fische	Silurische Formation
						Huronische Formation
						Laurentische Formation

Specieller Theil.

A. Integument.

Die **äussere Haut** besteht aus einer oberflächlichen, ektodermalen und aus einer tiefen, mesodermalen Schicht. Erstere ist die **Epidermis** (Oberhaut), letztere das **Corium** (Lederhaut oder Cutis). Vom Corium grenzt sich das sogenannte Unterhautbindegewebe in der Regel nicht scharf ab, sondern beide gehen oft ganz allmälig ineinander über. Während nun die Epidermis stets nur aus Zellen besteht, finden sich in der Cutis vorzugsweise Fasern von bindegewebiger, elastischer und contractiler Natur. Auch Gefässe, Nerven, Drüsen, Farbzellen und Knochenbildungen besitzen ihre Haupt- beziehungsweise ausschliessliche Verbreitung im Corium. Letzteres gilt z. B. für die Gefässe und Knochenbildungen.

Aus dem Mitgetheilten erhellt schon zur Genüge, dass sich die Haut durch eine ausserordentliche Vielseitigkeit nach der morphologischen, wie nach der physiologischen Seite hin auszeichnet, und das kann auch nicht befremden, wenn man ihre periphere, den äusseren modificirenden Einflüssen sehr zugängliche Lage in Erwägung zieht.

An der Epidermis unterscheidet man ganz allgemein eine oberflächliche, aus verhornenden Zellen bestehende Schicht (Stratum corneum, Hornschicht), sowie eine tiefere, aus weichen, saftreichen Zellen sich aufbauende Lage (Stratum Malpighii, Schleimschicht). Letztere fungirt als Matrix, d. h. sie sorgt für immerwährende Regeneration der an ihrer freien Oberfläche einem stetigen Abschilferungsprocess unterliegenden Hornschicht. Von der Epidermis nehmen alle Hautdrüsen sowie alle jene Organe ihren Ausgang, welche man als Epidermisgebilde bezeichnet, also die Haare, Borsten, Federn, Nägel, Klauen, Hufe etc. Auch die letzten Endapparate der Hautsinnesorgane sind aus einer Differenzirung von Epidermiszellen hervorgegangen zu denken. Finden wir viele dieser Organe später in bestimmten Beziehungen zum Corium, so sind diese stets als secundär erworben zu betrachten.

Wasserbewohnende Thiere besitzen im Allgemeinen eine dünnere, imbibitionsfähigere Hornschicht, als Landthiere, welche in der Regel grösseren, mechanischen Schädlichkeiten ausgesetzt sind. Ferner sei noch erwähnt, dass die Bindegewebsbündel des Coriums bei Fischen, Amphibien und Reptilien insofern eine typische Anordnung zeigen, als wag-

rechte Züge mit senkrechten regelmässig abwechseln. Im Gegensatz dazu ist ihre Anordnung bei Vögeln und Säugern regellos, d. h. die Fasern sind dichter verfilzt.

Fische und Dipnoër.

Bei dem niedersten Fische, dem Amphioxus, findet sich im Larvenstadium (Gastrula) auf der freien Epidermisfläche ein Wimperkleid, das wir unzweifelhaft als ein Erbstück von wirbellosen Vorfahren zu betrachten haben. Vielleicht ist der gestrichelte Cuticular-Saum, wie er bei zahlreichen anderen Fischen, z. B. bei Cyclostomen, Teleostiern, Dipnoërn und, wie ich gleich hinzusetzen will, auch noch bei Amphibienlarven an der obersten Epidermislage vorkommt, in demselben Sinne zu deuten.

Zwischen den eigentlichen Epithelzellen treten bei Amphioxus und den Cyclostomen hohe cylindrische, mit starren Borsten versehene Sinneszellen auf. Doch werden uns diese, sowie ähnliche, zu complicirteren Apparaten vereinigte Elemente erst später, bei der Lehre von den Sinnesorganen, wieder beschäftigen.

Ueber die Bedeutung der bei Petromyzonten und Malopterurus vorkommenden „Körnerzellen", sowie über die sogen. Kolben- oder Becherzellen in der vielschichtigen Epidermis der Knochenfische fehlen bis jetzt noch sichere Erklärungen, es ist aber nicht unwahrscheinlich, dass es die letztgenannte Zellenart mit der Bereitung eines ölartigen, die Oberhaut gegen den Einfluss des Wassers schützenden Secretes zu schaffen hat.

Bei Protopterus ist der ganze Körper während des Sommerschlafes von dem ölartigen Sekret der Becherzellen überzogen (Schutz gegen Eintrocknung).

Pigmentzellen, die unter dem Einfluss des Nervensystems stehen und einen Farbenwechsel veranlassen können, finden sich bald in beiden Hautschichten, bald nur in einer derselben, wie z. B. in der Epidermis. Muskeln und Drüsen im Sinne der übrigen Wirbelthiere kommen in der Fischhaut nicht vor[1]).

Die Schuppen der Fische entstehen nicht, wie man vielleicht anzunehmen geneigt sein könnte, als Epidermiswucherungen, sondern als Ossificationen des Coriums. Sie stecken in sogenannten Schuppentaschen, welche von den Bindegewebsfibrillen der Lederhaut gebildet werden. Die Epidermis geht entweder zeitlebens, wie bei den Teleostiern und Dipnoërn, über sie hinweg, oder ist dies, wie bei den Ganoiden und Selachiern, nur in embryonaler Zeit der Fall. Ueber ihre Genese und ihre verschiedenen Formen, sowie über ihre genaueren Beziehungen zum Hautskelet — denn letzterem sind sie zuzurechnen — vergleiche man das betreffende Capitel.

Manche Fische bekommen zur Paarungszeit einen **Hautausschlag**

1) Die wenigen Ausnahmen betreffen die auf der Bauchflosse männlicher Haifische vorkommende Glandula pterygopodii, den im Bereich der Rückenflosse und des Opercularapparates von Trachinus (auch Thalassophryne und Synanceia gehört wohl hierher) liegenden Giftapparat, sowie endlich das drüsige und zugleich erectile Anhangsgebilde hinter der Urogenitalpapille von Plotosus anguillaris (Siluroide). Auch die Dipnoër, so wenigstens Protopterus, besitzen Drüsen in der Haut (Kölliker, W. N. Parker). Dieselben sind sackförmig und treten während des Sommerschlafes in Function (vergl. oben die Becherzellen).

(„Perlausschlag"), welcher auf einer Wucherung der Epidermis beruht und sich über den Körper mehr oder weniger weit verbreiten kann, so z. B. bei Chondrostoma nasus, Gobio fluviatilis, Leuciscus rutilus. Bei andern tritt ein förmliches Hochzeitskleid auf, oder macht sich die Farbe nach stattgehabtem Kampf mit Rivalen in brillantester Weise bemerklich (Stichling). Wieder bei anderen kommen unter dem Willenseinfluss stehende Anpassungen an die Farbe der Unterlage vor (Pleuronectes).

Jene Organe, welche man früher als „Nebenaugen" bezeichnet hat, sind auf Grund neuerer Untersuchungen als **Leuchtorgane** aufzufassen. Sie liegen im Bereich der Haut und finden sich bei Scopelinen, Chauliodus u. A. Es handelt sich um röhrenartige, an tubulöse Drüsen erinnernde Gebilde, an deren Aufbau sich spindel- und keulenförmig gestaltete Epithelien, sowie auch Ganglienzellen betheiligen. Offenbar handelt es sich um umgewandelte Drüsen, deren Secret im Moment seines Entstehens unter Nerven-Einfluss zu leuchten im Stande ist. Dabei dienen die silberglänzenden Kapseln als vorzügliche Reflectoren. Somit kann man diese Organe sowohl als defensive Waffen, als auch, soweit sie am Kopfe sitzen, als eine Art von Blendlaternen betrachten (Lendenfeld).

Amphibien.

Die Amphibien und z. Th. auch schon die Dipnoër (s. oben) nehmen, ihren biologischen Verhältnissen entsprechend, im Bau ihres Integumentes eine Mittelstellung zwischen den Fischen und den Reptilien ein.

Die Epidermis der wasserbewohnenden Larve besteht aus zwei scharf gesonderten Schichten. Die äussere wird aus platten, an ihrer freien Fläche mit dem uns schon von den Fischen her bekannten, gestrichelten Randsaum versehenen Zellen gebildet (Fig. 12 *a*, *CS*), die

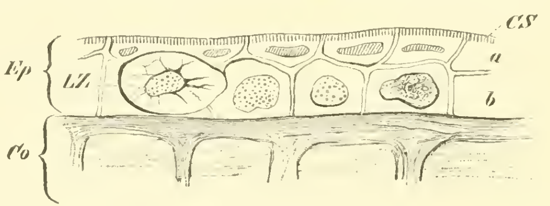


Fig. 12. Haut der Larve von Salamandra mac. *Ep* Epidermis, *Co* Corium, *a* Stratum corneum, *b* Stratum Malpighii, *LZ* Leydig'sche Zellen, welche die Bedeutung von einzelligen Drüsen haben, *CS* Gestrichelter Randsaum.

innere Schicht dagegen setzt sich aus mehr cylindrischen oder cubischen Zellen zusammen (Fig. 12 *b*). Erstere entspricht einem Stratum corneum, letztere einem Stratum Malpighii.

Später, mit der fortschreitenden Entwicklung, wird die Epidermis mehrschichtiger [1]) und sackt sich allerorts gegen das Corium hinunter zu zahlreichen, kugel- und schlauchförmigen Drüsen aus, welche sich an bestimmten Stellen, wie vor Allem im Bereich des Kopfes, des Nackens und der Flanken besonders stark anhäufen.

Ihr Secret dient dazu, die Haut vor der Wasserverdunstung zu

1) Zwischen den Epidermiszellen liegt ein reich verzweigtes Netz von Lymphräumen, welche theils nach der Cutis, theils nach der freien Hautfläche hin sich öffnen. Letzteres gilt jedoch nur für das Larvenstadium; nach der ersten Häutung findet das Stratum corneum nach aussen einen Abschluss. Bei Gymnophionen-Larven ist eine Communication jener intercellularen Lymphräume mit den Blutcapillaren der Haut nachgewiesen. (Sarasin.)

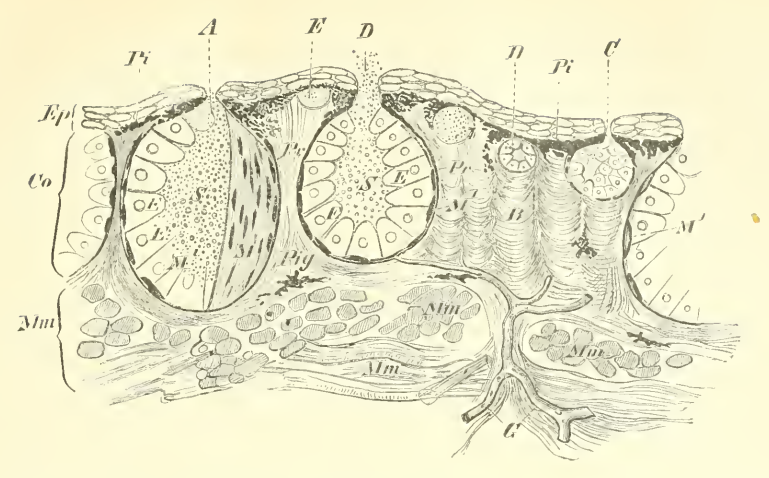


Fig. 13. Schnitt durch die Haut von Salamandra mac. (Erwachsenes Thier.) *Ep* Epidermis, *Co* Corium, in dessen bindegewebigem, von reichlichem Pigment (*Pi*) durchsetzten Stroma (*B*) die verschieden grossen Hautdrüsen (*A*, *C*, *D*, *D*, *E*) eingebettet liegen, *M*¹ die einwärts von der Propria (*Pr*) liegende Muskelschicht der Drüsen, *M* dieselbe von der Fläche gesehen, *E* Drüsenepithel, *S* Drüsensecret, *Mm* Subcutane Muskelschicht, durch welche Gefässe (*G*) gegen das Corium aufsteigen.

schützen, es ist aber auch, wie Experimente gezeigt haben, vermöge seiner giftigen Eigenschaften, ein wichtiges Schutzmittel. Die einzelnen Drüsen sind von glatten Muskelelementen, Bindegewebsfasern, Pigment, Blutgefässen und Nerven umsponnen.

Dieser Drüsenreichthum bildet das charakteristischste Merkmal der Amphibienhaut und ihm verdankt dieselbe ihre feuchte schlüpferige Beschaffenheit. Gleichwohl aber fühlt sie sich durchaus nicht immer glatt an, sondern zeigt häufig, wie z. B. bei Kröten, in Folge von leistenartigen, stacheligen und warzigen Epidermiswucherungen ein rauhes, höckeriges Aussehen.

Das hauptsächlich in der Cutis angehäufte, theils diffuse, theils an Zellen gebundene Pigment ermöglicht einen, unter dem Einfluss des Nervensystems stehenden Farbenwechsel und dadurch eine Anpassung an die Unterlage (in schützendem Sinn).

Nicht selten kommt es im Corium zu Verkalkungsprocessen oder, wie z. B. bei Ceratophrys dorsata, zu förmlicher Knochenentwicklung.

Ueber die bei der Abtheilung der Schleichenlurche auftretenden Ringbildungen, Hautschienen und Schuppen vergl. das Hautskelet.

Reptilien.

Im Gegensatz zur Haut der Amphibien ist diejenige der Reptilien ausserordentlich arm an Drüsen. Bei Eidechsen finden sich solche auf der Ventralfläche des Oberschenkels, sie sind deshalb unter dem Namen der „Schenkeldrüsen" bekannt. Das aus dem Drüsenschlauch hervortretende Secret erstarrt zu einer harten Papille oder Warze und scheint so als Haft- und Haltapparat beim Copulationsact eine Rolle zu spielen.

Die charakteristischste Eigenschaft der Reptilien-

haut beruht auf der Fähigkeit, Schuppen, Höcker, Stacheln, Schilder (Schildpatt), Krallen und ähnliche Bildungen zu erzeugen. Genetisch fallen alle diese Horngebilde mit den Vogelfedern und den Säugethierhaaren unter einen und denselben Gesichtspunkt, insofern sie auf eine Wucherung der tieferen Epidermiszellen (Malpighi'sche Schicht) zurückzuführen sind. Auch das Corium spielt dabei eine wichtige Rolle, und ich verweise bezüglich dieses Punktes auf das Capitel, welches von der Feder- und Haarentwicklung handeln wird.

Die einfachsten Schuppenbildungen finden sich bei Ascalaboten und Chamaeleonten. Bei Schlangen begegnet man auf der Schuppenoberfläche den mannigfachsten Sculpturen und häufig auch einem sogenannten Kiel (Ringelnattern, Vipern). Das Stratum corneum, welches beim Häutungsprocess in grösseren oder kleineren Fetzen oder wohl auch in toto („Natternhemd") abgestossen wird, kann in seinen äusseren Schichten pneumatisch, d. h. lufthaltig, sein. Wenn es sich auch auf der freien Epidermisfläche um keine eigentliche Cuticula handelt, so finden sich doch da und dort Cuticularbildungen mannigfachster Art auf der Oberfläche der Epidermis, wie z. B. haarartige Bildungen bei den Geckotiden, bei Draco, Anolius u. A. Man begegnet ihnen bei den Geckotiden an der Bauch-, Rücken- und Kiefergegend, sowie an der ventralen Schwanzseite. Dabei können sie entweder auf der Fläche oder auf der Kante der Schuppe stehen und auf letztere kommen 1—20 und mehr solcher Haare. Ihre durchschnittliche Länge beträgt 20 Mikrom. In ausserordentlicher Zahl und Grösse (120 Mikrom.) finden sie sich auf der Unterseite der Haftlappen, wo sie zu 10 und 20 büschelartig angeordnet sind. Sie unterstützen die bekannte Function der Haftlappen in mechanischer Weise und dasselbe gilt auch für die an der Unterfläche des Schwanzes vorkommenden Cuticularborsten.

Alle diese Cuticularbildungen, die sich in vorübergehender Weise auch in gewissen Embryonalstadien der Schlangen (Natter) finden, entstehen kurz vor der Häutung als Ausscheidungen auf grossen, protoplasmatischen Cylinderzellen, welche nach aussen vom Stratum Malpighii liegen. Stets sieht man auf Durchschnitten unter den alten Cuticularborsten schon die zweite (Ersatz-) Lage nachwachsen und diese steht dadurch, dass sie eine Trennung der Epidermisschichten bewirkt, in engster Beziehung zum Häutungsprocess, d. h. sie leitet ihn auf mechanische Weise ein. Aehnliches ist auch beim Flusskrebs nachzuweisen.

Knochenbildungen in der Lederhaut gehören bei den Reptilien zu fast regelmässigen Vorkommnissen und dies gilt z. B. in erster Linie für Blindschleichen und Eidechsen. Auch die Haut von Ascalaboten ist, wie das Mikroskop lehrt, förmlich belegt mit rundlichen, rhombischen und eckigen Kalkschuppen, in deren Centrum sich Knochenkörperchen finden. Auf den starken Knochenpanzer der Schildkröten werde ich beim Hautskelet näher eingehen.

Pigment und ein darauf beruhender, in Verbindung mit somatischen und psychischen Affectionen stehender Farbenwechsel ist auch bei den Reptilien (Chamaeleonten, Ascalaboten, Schlangen und Schleichen) zu verzeichnen. Derartige Verfärbungen erreichen übrigens mit der Klasse der Reptilien noch nicht ihr Ende, denn auch bei Vögeln wechselt oft das Federkleid seine Farbe und dasselbe gilt für den Pelz der Säugethiere. Dahin gehört auch das oft plötzliche Ergrauen der menschlichen Haupthaare.

Vögel.

Die Vögel besitzen unter allen Wirbelthieren die dünnste Lederhaut; auch ist sie weniger stark vascularisirt, dagegen, wie ich später zeigen werde, reich an Sinnesorganen (Tastkolben). In den tieferen Schichten liegt ein sehr entwickeltes Netz von glatten, mit Spuren von Querstreifung versehenen Muskelfasern, welche sich mit kleinen Sehnchen theils an das Corium, theils an die Federbälge ansetzen und so das Aufrichten, Sträuben der Federn zu Stande bringen.

Abgesehen von den Federpapillen, finden sich noch zahlreiche, freie Papillen, so z. B. an der Planta pedis und in der Umgebung des Auges.

Die Vogelhaut ist drüsenlos bis auf eine einzige, in der Nähe des Schwanzendes gelegene Stelle, wo die zum Einfetten des Gefieders dienende Bürzeldrüse (Gl. uropygii) ihren Sitz hat. Sie ist als eine modificirte Talgdrüse zu betrachten und steht unter dem Einfluss eines starken Constrictors [1]).

Hautknochen fehlen spurlos, dagegen sind Epidermisgebilde reichlich vertreten (Schnabel- und Fussspornenscheide, Haut der Zehen, Krallen und **Federn**).

Was die Entwicklung der Federn betrifft, so ist sie interessant genug, um etwas eingehender betrachtet zu werden.

An der betreffenden Bildungsstätte baucht sich das Cutisgewebe (Fig. 14 **A** *Cu*) gegen das Ektoderm (Sc^1, SM^1) hinaus und erzeugt so eine Papille (*Pap*). Während diese zu einem lang gestreckten, am freien Ende zugespitzten Kegel, dem sogenannten Federkeim (Fig. 14 **B** *FK*), auswächst, senkt sie sich zugleich mit ihrer Basis immer tiefer in das Cutisgewebe ein und wird so von einer Art von Tasche, dem Feder-Follikel (*F,F*) umgeben. Die Hornschicht, sowie das Malpighi'sche Lager der Epidermis (*Sc,SM*) setzen sich in den Grund des Follikels und von hier aus auf den Federkeim fort (Sc^1, SM^1). Das Innere ist nach wie vor von den Zellen des Coriums, wie von einer Pulpa-Masse erfüllt (*P*). Während nun der Federkeim immer mehr auswächst, beginnen die Zellen seiner Malpighi'schen Schicht stark zu wuchern und eine Anzahl radiär zur Centralaxe angeordneter und gegen die Pulpa vorspringender Falten zu bilden, welche von der äusseren Hornschicht unmittelbar begrenzt werden (Fig. 14 **C** *Fal* (SM^1) und *HS* (Sc^1)). Diese Falten unterliegen hierauf einem Verhornungsprocess, lösen sich von den umgebenden Zellen los und verwandeln sich, unter allmäliger Vertrocknung der centralen Pulpasubstanz, in ein Büschel von Hornstrahlen, welche aber fürs Erste immer noch von dem Mantel des Stratum corneum zu einem einheitlichen Organ zusammengehalten werden. In diesem Entwicklungsstadium schlüpfen die meisten [2]) Vögel aus und erscheinen nun wie mit pinselartigen Haaren bedeckt, so dass phylogenetische Schlüsse auf die Beschaffenheit des ursprünglichen Federkleides sehr nahe liegen.

Nach Entfernung der umgebenden Hornschicht werden die Strahlen

1) Die Bürzeldrüse fehlt den Ratiten, einigen Papageien und Tauben, der Trappe und andern.

2) Eine Ausnahme machen die Fusshühner (Megapodier), insofern sie bereits mit dem definitiven Gefieder das Ei verlassen.

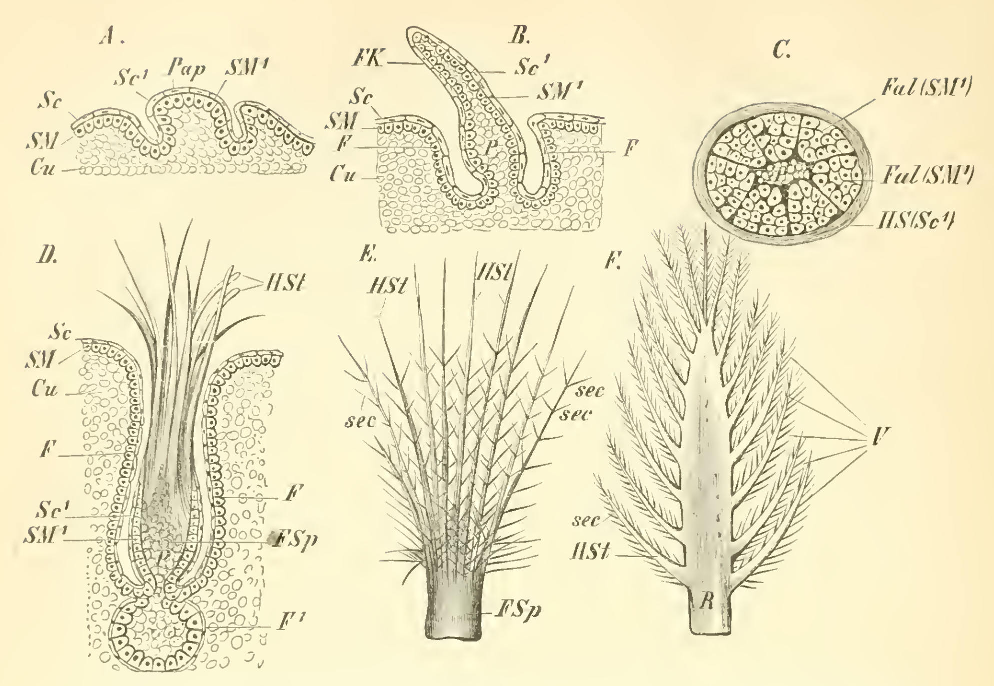


Fig. 14. Sechs Stadien der Feder-Entwickelung. Zum grössten Theil nach TH. STUDER. *Cu* Cutisgewebe, *SM* Stratum Malpighii, *Sc* Stratum corneum, *SM*¹, *Sc*¹ dieselben Gewebe zur Federpapille *Pap* ausgestülpt, *FK* Federkeim, *F*, *F*¹ Federfollikel, *P* Pulpa-Masse *Fal* (*SM*¹) Faltungen der Malpighi'schen Schicht im Innern des Federkeims, die aussen von der äusseren Hornschicht *HS* (*Sc*¹) umschlossen werden. Beide sind im Querschnitt sichtbar. *FSp* Federspule, welche nach oben in ein Büschel von Strahlen *HSt* auseinanderfährt. *sec*, *sec* die an diesen sitzenden secundären Strahlen, *R* Rhachis, *V* Vexillum.

Bezüglich der genaueren Erklärung der einzelnen Entwicklungs-Etappen **A** — **E** ist auf den Text zu verweisen.

frei (Fig. 14 **D** *HSt*), und indem alle ein gleichartiges Verhalten zeigen, ist das gebildet, was man als Embryonal-Dune (Pluma) bezeichnet. Man hat sich aber dabei den Vorgang nicht so zu denken, als fasere sich die gesammte Masse des Federkeimes auf, sondern dieser bleibt in seinem untersten, eingesenkten Abschnitte mehr einheitlich und stellt so die Federspule dar (E *Sp*).

Die Embryonaldune (Fig. 14 E), an deren Einzelstrahlen (*HSt*) sich wieder kleinere, secundäre Strahlen (*sec*, *sec*) entwickeln, kann ihren Charakter als solche das ganze Leben bewahren, oder sie wird durch eine definitive Feder ersetzt. Im letzteren Falle bildet sich vom Grund des Follikels der Embryonaldune aus schon in früher Zeit ein zweiter Follikel, der mit dem ersteren durch einen Zellstrang in Verbindung steht und im Uebrigen sich ganz ähnlich verhält (Fig. 14 **D** *F*¹). Die in ihrem Innern sich entwickelnde Papille wächst rasch heran und schiebt die Spule der Embryonalfeder vor sich her, bis diese schliesslich aus ihrer Tasche herausgehoben und abgestossen wird. Diese zweite Federgeneration ähnelt nun in ihrem Bau anfangs sehr der Embryonaldune, insofern sie ursprünglich auch aus ganz gleichartigen Strahlen besteht, welche wieder mit secundären Strahlen besetzt sind. Nach kurzer Zeit aber verdickt sich ein Strahl fortschreitend, nimmt die andern Strahlen in sich auf und wird zum

Kiel, an dem man den basalen Abschnitt als Spule, den frei aus der Haut herausragenden als Schaft (Rhachis) bezeichnet, während jene Seitenstrahlen die Fahne (Vexillum) bilden (Fig. 14 F *R*, *HSt*, *sec*). Jeder Seitenast der Rhachis, d. h. jedes Theilstück des Vexillums (*H St*), bildet so im Verein mit seinen kleinen Strahlen (*sec*), die einen secundären Federbart darstellen, eine Wiederholung der ganzen Feder. So entstehen die Contourfedern (Pennae), wie sie sich z. B. an den Flügeln und am Schwanze finden. Hier wie dort schliessen die Einzeltheilchen des Vexillums oder Federbartes sehr innig unter einander zusammen, so dass beim Fluge ein ausserordentlich starkes luftdichtes Gefüge zu Stande kommt.

Die in der Basis jeder Federspule steckende Papille scheidet an ihrer Oberfläche periodisch dütenartig ineinandersteckende Membranen aus, und diese bezeichnet man als Federseele. Der allen Vögeln zukommende, periodisch immer wiederkehrende Federwechsel, die sog. Mauserung, ist



Fig. 15. Archaeopteryx lithographicus Nach DAMES. Berliner Museum.

als ein von den Amphibien und Reptilien her vererbter, dem Häutungsprocess entsprechender Vorgang zu betrachten. Die Epidermis ist dabei so wenig als bei Säugern in toto jenem Process unterworfen, sondern es kommt im nachembryonalen Leben und unter normalen Verhältnissen nur zu einer Abstossung, Abschilferung von Epidermiszellen.

Bei weitaus der Mehrzahl der Vögel sind die Federn in bestimmten „Fluren“ im Körper angeordnet und zerfallen also, wie wir gesehen haben, in Contour- und Dunenfedern. Von diesem Verhalten machen gewisse Ratiten, wie der Apteryx und Dromaeus und ebenso die Pinguine, insofern eine Ausnahme, als ihr, abgesehen von den Steuer- und Schmuckfedern, nur aus Dunen bestehendes Federkleid ohne Flurenbildung gleichmässig über den ganzen Körper angeordnet ist. Wir haben hierin somit einen embryonalen Charakter zu erkennen und müssen die für das Fluggeschäft äusserst ungünstige Befiederung dieser Vögel für phyletisch älter erklären. Immerhin aber ist im Hinblick auf fossile (tertiäre) Pinguine, welche einen ungleich längeren Humerus besassen als die jetzt lebenden Arten, die Möglichkeit offen zu halten, dass jene Befiederung bei letzteren wenigstens ein secundärer Erwerb ist (Studer).

Wenn wir erwägen, dass die Federn mit Schaft und Fahne, neben Dunenfedern, schon in vollkommenster Ausbildung bei den Vögeln der Jurazeit, bei Archaeopteryx, bestanden, so ist man berechtigt, ihre ersten Anfänge noch in viel weiter zurückliegenden Erdepochen zu suchen. Gleichwohl sind bis jetzt Federformen, die ein Uebergangsglied zwischen der Reptilschuppe und der ausgebildeten Vogelfeder repräsentiren, paläontologisch noch nicht nachgewiesen; dass sie aber einst bestanden haben müssen, weist, wie wir oben gesehen haben, die Entwicklungsgeschichte aufs überzeugendste nach. Von den Zahnvögeln Amerikas, Englands und Böhmens sind bis jetzt nur bei Ichthyornis Spuren von Federn nachgewiesen, doch kann dieser fast negative Befund möglicherweise nur in der Natur des solche zarte Gebilde schlecht oder gar nicht conservirenden Gesteins seinen Grund haben.

Säuger.

Ein specifisches Merkmal der Säuger[1]) liegt in dem Besitz von **Haaren**, und so soll gleich mit der Schilderung ihrer Entwicklungsweise begonnen werden. Wie bei den Schuppen und Federn handelt es sich auch hier zunächst um eine Wucherung der Epidermiszellen, in specie des Stratum Malpighii, gegen das Corium hinab (Fig. 16 **A** u. **B** *Sc, SM, C*). Dadurch entsteht der Haarkeim. Die so entstandene Verdickung der Epidermis umgiebt sich, zapfenartig auswachsend, mit den Zellen der Cutis, wodurch sie, ganz wie wir dies bei der Feder constatiren konnten, in eine Art von Tasche, den sogenannten Haar-Follikel, zu liegen kommt (Fig. 16 **C**, **D** *F*). Weiterhin differenzirt sich das ursprünglich einheitliche Zellgefüge des Haarkeimes in eine periphere und eine centrale Zone (Fig. 16 **E**, **F** *PZ, CZ*). Letztere besteht aus mehr gestreckten Zellen und wird später zum Haarschaft

1) Die geringste Behaarung findet sich bei Zahnwalen, wo sie oft nur auf ein Paar Borsten in der Lippengegend beschränkt ist. Bei manchen treten Haarbildungen nur noch in fötaler Zeit auf oder fehlen sie sogar auch hier.

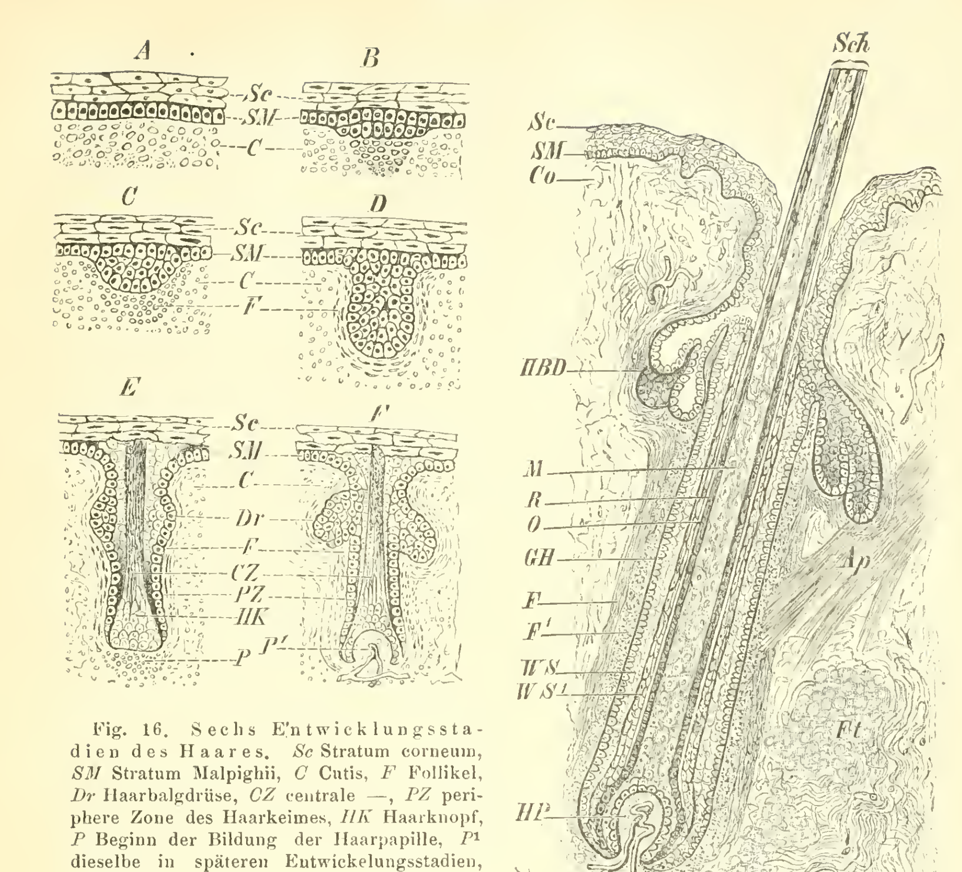


Fig. 16. Sechs Entwicklungsstadien des Haares. *Sc* Stratum corneum, *SM* Stratum Malpighii, *C* Cutis, *F* Follikel, *Dr* Haarbalgdrüse, *CZ* centrale —, *PZ* periphere Zone des Haarkeimes, *HK* Haarknopf, *P* Beginn der Bildung der Haarpapille, P^1 dieselbe in späteren Entwickelungsstadien, vascularisirt.

Fig. 17. Längsdurchschnitt durch ein Haar. Schematisch. *F* Aeussere Längs-, F^1 innere Querfaserschicht des Follikels, *Sch* Haarschaft, *M* Mark-, *R* Rindenschicht, *O* Oberhäutchen des Schaftes, *WS*, WS^1 Äussere und innere Schicht der Wurzelscheide; letztere reicht nur bis zur Einmündung der Haarbalgdrüsen *HBD* nach oben und wird oberhalb derselben vom Stratum corneum der Epidermis fortgesetzt, *HP* Haarpapille mit Gefässen im Innern, *GH* Glashaut, welche zwischen der inneren und äusseren Haarscheide, d.h. zwischen der Wurzelscheide und dem Follikel liegt. *Ft*, *Ft* Fettgewebe im Corium *Co*, *Ap* Arrectores pili, *Sc* Stratum corneum —, *SM* Stratum Malpighii der Epidermis.

mit seiner Mark- und Rindenschicht, sowie zum Oberhäutchen (Cuticula) des Schaftes und zur sogenannten inneren Wurzelscheide; erstere wird zur äusseren Wurzelscheide (vergl. Fig. 17, welche das fertige Haar in allen seinen Einzelheiten darstellt). Die Basis des den Grund des Follikels ausfüllenden Haarschaftes verbreitert sich kegelartig zum Haarknopf (Fig. 16 **E**, **F** *HK*) und wird von der verhältnissmässig erst spät entstehenden, reich vascularisirten Haarpapille (Fig. 16 **E**, **F** *P*, *P′*) von unten her eingedrückt (Fig. 17 *HP*). Bei *Dr* auf Fig. 16 entstehen durch einen Wucherungsprocess der Malpighi'schen Zellen die Haarbalgdrüsen. Der Durchbruch der Haare erfolgt in der Regel in schiefer Richtung zu der betreffenden Hautstelle.

So kann man also einen Haarbalg oder einen Haar-Follikel

(Fig. 17 *F*, *F*[1]) und einen Haar-Schaft unterscheiden (Fig. 17 *Sch*). Letzterer ist stets spindelförmig und besteht aus drei Theilen, 1) dem Mark (*M*), 2) der Rinde (*R*) und 3) aus dem Oberhäutchen (*O*). Alle drei bauen sich aus Zellen auf, der wichtigste Theil aber ist stets das Mark, welches eine so verschiedene Entwicklung zeigt, dass darauf grösstentheils die Unterscheidung der Haare der einzelnen Thier-Species beruht. Die Farbe des Haares hängt von drei verschiedenen Momenten ab; einmal von der mehr oder weniger starken Anhäufung von Pigment in den Zellen der Rindenschicht, ferner vom Luftgehalt der Intercellular-Räume der Markschicht und endlich von der Oberflächenbeschaffenheit, ob rauh oder glatt (Waldeyer).

Im späteren Leben, beim periodischen oder nicht periodischen Haarwechsel, bildet sich das neue (Ersatz-) Haar im Balg des alten, und zwar nach Zugrundegehen der alten Papille, auf einer neuen, unter Vermittlung der Zellen der äusseren Haarscheide vom Grunde des Haarbalges aus. Die Haare sind entweder cylindrisch oder plattgedrückt, schlicht oder kraus. Eine besondere Beachtung verdienen die durch quergestreifte Muskeln beherrschten Tastborsten, deren Bälge von venösen Bluträumen umgeben und die mit sehr starken Nerven versehen sind. Auch die gewöhnlichen Haare sind stets gut innervirt. Wie die Federn nach sog. Fluren, so sind auch die Haare an besonderen Körperstellen besonders reichlich nach „Haarströmen“ angeordnet. Häufig, wie z. B. beim Menschen, trifft man in embryonaler Zeit ein reichlicheres Haarkleid (Lanugo) als im späteren Leben (Steisshaarwirbel, Ecker). Dieser Umstand lässt ebensogut wie die sog. „Haarmenschen“ auf eine Zeit schliessen, in welcher sich der Mensch durch ein ungleich stattlicheres Haarkleid ausgezeichnet haben muss als heutzutage[1]).

Abgesehen von den Haaren, spielen auch andere Formen von Epidermisgebilden bei Säugern eine grosse Rolle. Dahin gehören die Hufe, Klauen, Krallen, Hörner, Schwielen, die sehr verdickte Epidermis bei kahlen Cetaceen und haarlosen Dickhäutern, das Gesäss mancher Affen, die Borsten und Stacheln (Igel, Stachelschwein), die Barten der Wale, das Horn des Rhinoceros, etc.

Die Nägel gehören ebenfalls hierher. Sie stellen wie die Haare mit ihrer inneren Wurzelscheide einen eigenthümlich umgewandelten Theil eines besonderen Abschnittes des Stratum Malpighii der Oberhaut dar. Derselbe wird während seiner ersten Entwicklung ganz und gar vom Stratum corneum bedeckt. Die Nagelbildung geht von jener Stelle aus, die man beim menschlichen Nagel als Lunula bezeichnet; sie ist als die eigentliche Matrix des Nagels zu betrachten.

Die Haut ist an verschiedenen Körperstellen von sehr verschiedener Dicke und dies gilt auch für die Stärkeverhältnisse des Stratum corneum und Malpighii.

Da, wo **Pigment** vorkommt, wie z. B. an der Schnauze, an den Genitalien, der Brustwarze des Menschen etc., findet es sich stets in Zellen des Rete Malpighii, in das es übrigens erst aus der Tiefe, d. h. vom Corium aus, einwandert, ein Satz, der für die ganze Vertebratenreihe gilt.

1) Aïnos und Australneger sind vielleicht die normal am stärksten behaarten Menschen.

Man kann die obere Schicht des Coriums als Pars papillaris, die untere, welche mehr netzartig durchbrochen ist und welche ganz allmälig in das subcutane Bindegewebe sich verliert, als Pars reticularis bezeichnen. Die Papillen der Lederhaut, welchen sich die darüber wegziehende Epidermis in ihrer Schichtung genau adaptirt, zerfallen in gefässtragende, und zwar Lymph- und Blutcapillaren enthaltende, sowie in Nervenpapillen, welch' letztere mit Tastkörperchen ausgestattet sind (Fig. 18).

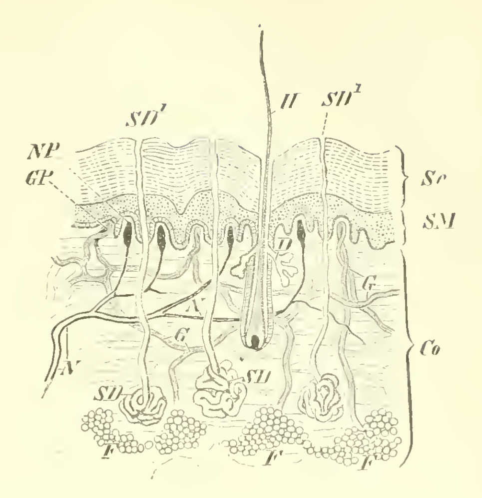


Fig. 18. Schnitt durch die Haut des Menschen. *Sc* Stratum corneum, *SM* Stratum Malpighii, *Co* Corium, *F*, *F* Subcutanes Fett, *NP* Nervenpapillen, *GP* Gefässpapillen, *N* u. *G* im Corium verlaufende Nerven und Gefässe, *SD*, *SD* Schweissdrüsen mit ihren Ausführungsgängen SD^1 SD^1, *H* Haar mit Balgdrüsen *D*.

Diese Papillen sitzen entweder unregelmässig zerstreut oder in regelmässiger Anordnung, wie in der ventralen Hand- und Fussfläche. Ausnehmend stark entwickelt sind sie an den Sohlenballen der Carnivoren, des Kameels, ferner am Rüssel und der Schnauze anderer Säuger. Eine monströse Grösse erreichen sie in der kahlen Haut der Cetaceen. Im Unterhautbindegewebe, das die Anheftung an die unterliegenden Theile, wie die Muskeln vermittelt, liegen mehr oder weniger reiche Fettmassen (Panniculus adiposus). Ausser einer grossen Menge elastischer Fasern finden sich im Corium zahlreiche glatte Muskeln, wie z. B. in der Dartos, deren temporäre Schrumpfung durch sie bedingt wird. Ausserdem finden sie sich am Glied, in der Perinealgegend, sowie im Warzenhof und in der Brustwarze selbst, welche durch sie in eine Art von Erectionszustand versetzt und so zum Fassen für das Junge geschickt gemacht werden kann; endlich begegnen wir glatten Muskelelmenten an allen behaarten Körperstellen, allwo sie sich als sog. Arrectores pili an den Haarbälgen unterhalb der Talgdrüsen ansetzen (vergl. Fig. 17). Das Sträuben der Haare, sowie die sog. Gänsehaut, ist auf sie zurückzuführen. Eine ausnehmend starke Muskulatur findet sich in der Haut des Igels und des Stachelschweins.

Die **Hautdrüsen,** welche nur den Cetaceen (mit Ausnahme der Milchdrüsen) fehlen, zerfallen in die zwei grossen Gruppen der tubulösen und der acinösen Drüsen. Erstere werden in der Regel als Schweissdrüsen, letztere als Talgdrüsen bezeichnet, eine wegen der in ihr liegenden Beschränkung ungeeignete Bezeichnung [1]). Von beiden

1) Von hohem Interesse sind die Mittheilungen von M. Weber über roth und blau gefärbte Hautsecrete gewisser Säugethiere. Es handelt sich dabei um Drüsenapparate von tubulösem resp. gemischtem Charakter, welche beim Känguruh in der Haut der Brust- und Bauchgegend, bei der Zwergantilope, nach Analogie gewisser Gesichtsdrüsen der Wiederkäuer, im Gesicht unter dem Auge liegen. Bei der Zwergantilope männlichen Geschlechts besitzt das sauer reagirende Drüsensecret einen penetranten Geruch, welcher, beim Sexualleben eine Rolle spielend, als Excitans auf das Weibchen wirken soll.

finden sich die mannigfachsten Modificationen. So sind z. B. die Ohrschmalzdrüsen des Menschen, die Flotzmauldrüsen des Rindes und die Seitendrüsen der Spitzmäuse als modificirte Schweissdrüsen aufzufassen, während die Praeputial-, die Meibom'schen, sowie die Inguinaldrüsen gewisser Nager in die Kategorie der Talgdrüsen gehören.

Auch die für die Säugethiere charakteristischen **Milchdrüsen** sind als modificirte Hautdrüsen zu betrachten. Der Beweis hiefür liegt nach den Untersuchungen Gegenbaur's in dem Verhalten dieser Organe bei den Schnabelthieren, und zwar erkennt man bei Ornithorhynchus aufs Deutlichste, wie es sich um Schweissdrüsen handelt, welche sich von den gewöhnlichen nur quantitativ unterscheiden. Aehnliches gilt auch für Echidna, obgleich die Verhältnisse hier noch nicht vollkommen klar liegen. Da nun die Milchdrüsen der übrigen Säuger in ihrer gröberen und feineren Structur von den betreffenden Organen der Monotremen abweichen und sich als modificirte Talgdrüsen erweisen, so postulirt Gegenbaur für die Mammarorgane der Säugethiere einen diphyletischen Ursprung. Offenbar haben, in Folge des Säugens, die Talgdrüsen (denn solche treten, neben den Schweissdrüsen, auch schon bei Echidna auf und ihre doppelte Existenz auf dem Drüsenfeld muss auch bei dem den Monotremen vorhergehenden Ursäuger angenommen werden) allmälig das Ueber-

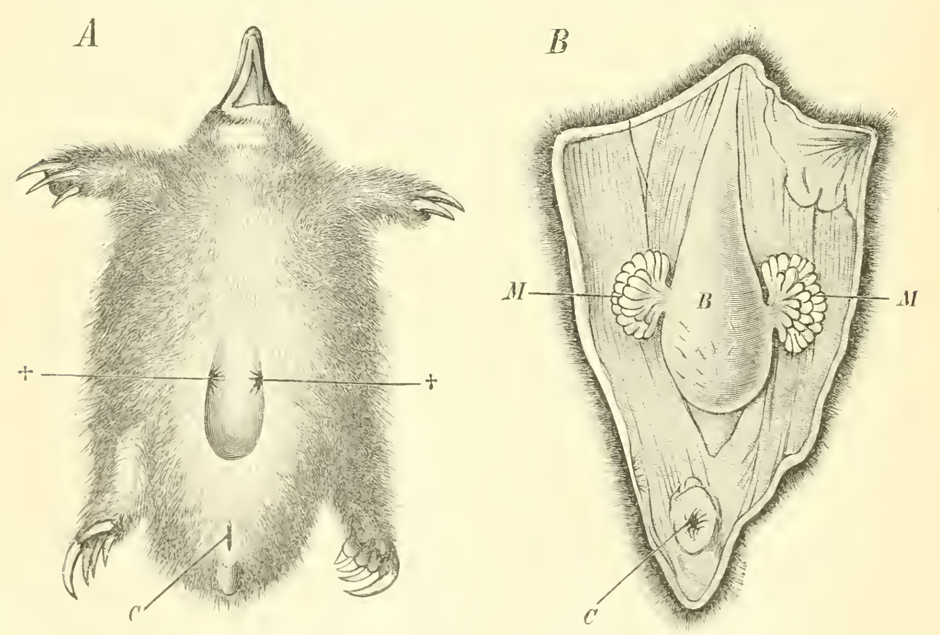


Fig. 19. **A** Unterseite eines brütenden Weibchens von Echidna hystrix. ++ Die zwei Haarbüschel in den Seitenfalten des Brutbeutels, von welchen das Secret abtropft. **B** Rückseite der Bauchdecke eines brütenden Weibchens von Echidna hystrix. In den von starken Muskeln umgebenen Brutbeutel (*B*) ergiesst sich jederseits ein Büschel Milchdrüsen *M*, *M*. *C*, *C* bedeutet in beiden Figuren die Cloake. Nach W. Haacke.

Das von letzterem gelieferte Secret reagirt alkalisch und ist geruchlos. Der Thatsache, dass das blaue Drüsensecret der Zwergantilope (Cephalolophus pygmaeus) eiweisshaltig ist, sei hier im Hinblick auf die Phylogenie der Mammar-Organe ausdrücklich gedacht.

gewicht über die Schweissdrüsen erlangt. Was die chemische Beschaffenheit des Secretes betrifft, so hat man, gestützt auf den Bau der Drüsen, wenig Aussicht, dasselbe bei den Monotremen als „Milch“ bezeichnen zu dürfen. Darüber sind also noch weitere Untersuchungen anzustellen und dasselbe gilt auch von der Art und Weise, wie das Junge zum Genuss des Secretes kommt. Zitzen sind nämlich bei Schnabelthieren noch nicht entwickelt und man muss deshalb annehmen, dass das Secret entlang den Haaren, welche an der betreffenden Stelle büschelartig angeordnet sind (Fig. 19 **A** ††), abtropft und von dem Jungen aufgeleckt wird (Haacke).

Während bei Ornithorhynchus das Ei, welches das zum Ausschlüpfen reife Junge enthält, von der Mutter in einer Erdhöhle untergebracht wird, bildet sich bei Echidna zur Aufnahme desselben ein Brutbeutel heran, in welchem es längere Zeit zu verweilen hat (Fig. 19 **B**, *B*). Schlüpft es aus, so gelangt es höchst wahrscheinlich in der oben geschilderten Weise zum Genuss der Milch[1]).

Die betreffenden Drüsen öffnen sich an der Stelle, wo die früher schon beschriebenen Haarbüschel liegen, in zwei Hauteinsenkungen an den Seitenfalten des Brutbeutels. Diese kann man als Mammartaschen bezeichnen und sie sind deshalb von hoher Bedeutung, weil sie den Ausgangspunkt abgeben für die Entwicklung der verschiedenen Zitzenformen der über den Monotremen stehenden Mammalia.

Jene Mammartaschenanlage repetirt sich nämlich hier ontogenetisch derart, dass die Epidermis gegen das Corium einwuchert und dann vom Grund der Tasche, d. h. vom sogenannten Drüsenfelde aus, cylindrische, mehr oder weniger verzweigte Fortsätze in die Tiefe treibt. Nur letztere sind die eigentlichen Drüsen, während die Mammartasche nichts anderes als die eingesunkene Hautoberfläche bedeutet und als solche alle Gebilde tragen kann, welche genetisch zur Haut gehören, wie z. B. Haare etc.

Nun sind, wie Gegenbaur gezeigt hat, bezüglich des Modus der Zitzenbildung zwei Möglichkeiten denkbar. Entweder erhebt sich der die Tasche begrenzende Cutiswall und bildet so eine, vom sogen. Strichcanal durchzogene Röhre, in deren Grund die eigentlichen Drüsencanäle einmünden (Fig. 20 B), oder aber das Drüsenfeld erhebt sich zu einer Papille, während der Cutiswall zurücktritt. Im letzteren Fall (Fig. 20 A), welcher auf die Beutler, auf die Halbaffen, Affen und den Menschen Anwendung findet, wäre somit die Zitze eine secundäre, im ersteren Fall dagegen, welcher die Carnivoren, Schweine, Pferde und Wiederkäuer betrifft, eine primäre Bildung. Letztere findet sich schon bei gewissen Beutlern (Phalangista vulpina) angebahnt und setzt sich von hier aus auf die Carnivoren fort.

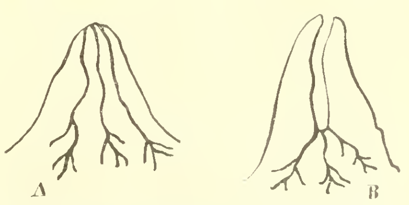


Fig. 20. *A* Wahre- und *B* Pseudo-Zitze nach Gegenbaur.

1) Jener Beutel, welcher mit seinem Grunde gegen das hintere Körperende gerichtet ist, wächst mit dem Jungen weiter aus, und zwar so lange, bis letzteres eine Länge von vier Zoll erreicht hat. Verlässt es dann die Mutter, so bildet sich die Tasche wieder vollkommen zurück, so dass also weibliche Echidnen ohne Eier und Junge nichts davon erkennen lassen.

Die Zahl der Zitzen entspricht im Allgemeinen der Zahl der gleichzeitig erzeugten Jungen. Häufig sind sie, wie z. B. bei Carnivoren und Schweinen, in zwei, nahezu parallelen, an der Bauch- und Brustgegend dahinziehenden Reihen angeordnet, oder sitzen sie in der Inguinalgegend, wie bei Ungulaten und Cetaceen, oder endlich sind sie auf die Brustgegend beschränkt, wie bei Elephanten, Sirenen, manchen Halbaffen, Chiropteren und Primaten.

Bei den Männchen ist der Milchdrüsenapparat rückgebildet, doch gehört es zu den gewöhnlichsten Vorkommnissen, dass neugeborene und auch in der Pubertätszeit stehende Knaben wirkliche Milch, sog. „Hexenmilch" produciren. Auch milchende Ziegenböcke und (castrirte) Schafböcke sind mit Sicherheit constatirt. Sehr merkwürdig ist das Auftreten überzähliger Brüste und Brustwarzen bei Weibern und Männern (Polymastie und Polythelie). Sie finden sich vorzugsweise im Bereiche des Thorax und sind im Sinne eines Rückschlages in eine durch zahlreichere Brüste, sowie durch eine grössere, auf einmal producirte Zahl von Jungen charakterisirte Urform zu deuten. Ein solcher Rückgang der Polymastie auf die Bimastie vollzieht sich heute noch vor unseren Augen, und zwar bei den Prosimien. Hier gehen nämlich die inguinalen und abdominalen Zitzen einer regressiven Metamorphose entgegen, während das Brustzitzenpaar florirt. Damit steht auch im Einklang, dass die meisten Halbaffen nur ein Paar Junge werfen, die sie an der Brust mit sich herumtragen. So vermögen sie sich am günstigsten, d. h. am freiesten (beim Klettern z. B.) zu bewegen, und diese Thatsachen erklären den Rückgang der übrigen Zitzen.

Die anfangs solid sich anlegenden Drüsenmassen höhlen sich erst secundär aus und differenziren sich später in Acini, Milchgänge, Milchsinus und Ausführungsgänge. Das ganze Zwischengewebe ist während der Lactation von weissen Blutkörperchen (Leukocyten) strotzend erfüllt, und möglicherweise verdanken die unter dem Namen des Colostrums und der Milchkügelchen bekannten Formelemente der Milch den oben genannten, die Wand der Acini durchsetzenden Zellen ihren Ursprung.

Literatur.

J. Carrière. *Die postembr Entwicklung der Epidermis des Siredon pisciformis. Arch. f. mikr. Anat Bd. XXIV.* 1884.

A Ecker *u.* **R. Wiedersheim.** *Die Anatomie des Frosches. Braunschweig* 1864—82.

C. Gegenbaur. *Zur genaueren Kenntniss der Zitzen der Säugethiere. Morphol. Jahrb. Bd I.* 1876.

Derselbe. Zur Kenntniss der Mammarorgane der Monotremen. Leipzig 1886.

W. Haacke. *Eierlegende Säugethiere Humboldt VI. Jahrg. Stuttgart* 1887.

C. Kerbert. *Ueber die Haut der Reptilien und andrer Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anatomie Bd XIII*

H. Klaatsch. *Zur Morphologie der Säugethierzitzen. Morphol. Jahrb Bd. IX.* 1883.

Leichtenstern. *Ueber überzählige Brüste Arch. f. pathol. Anat.* 1878.

F. Leydig. *Ueber die allgem. Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. XII.* 1876.

W. N Parker *On the poison-organs of Trachinus. Anat. Anz. III. Jahrg.* 1888.

W. Pfitzner. *Die Epidermis der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd VI.* 1880.

A. Rauber. *Ueber den Ursprung der Milch und die Ernährung der Frucht im Allgemeinen. Leipzig* 1879.

G. Rein. *Untersuch. über die embr. Entw.-Geschichte der Milchdrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX u. XXI.* 1882.
Maria Sacchi. *Sulla struttura del tegumento negli embrioni ed avannotti del Salmo lacustris. Rend. del R. Istituto Lombardo. Vol. XX. Milano* 1887.
P. u. F. Sarasin. *Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus. Wiesbaden* 1887.
F. E. Schulze. *Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III.*
L. Stieda. *Ueber den Haarwechsel. Biolog. Centralbl. VII Bd.* 1887.
Th. Studer. *Die Entwicklung der Federn. Inaug.-Diss. Bern* 1873.
Derselbe. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd XXX.
P. Unna. *Beitr. zur Histologie und Entw.-Geschichte der menschl. Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde. Arch. f. mikr. Anat Bd. XII.* 1876.
W. Waldeyer. *Atlas der menschl. und thier. Haare etc. Lahr* 1884.
M Weber. *Ueber neue Hautsecrete bei Säugethieren. Arch. f mikr. Anat. Bd. XXI.* 1888.
R. Wiedersheim. *Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien etc. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. XXVII.*

B. Skelet.

I. Hautskelet.

Die Betrachtung des Hautskeletes wird derjenigen des Innenskeletes passend vorangestellt, da wir in ihm eine phyletisch ältere Bildung zu erblicken haben, als in letzterem. Dieser Satz wird nicht nur durch paläontologische Befunde, wie z. B. durch die Panzerfische des Devons, des Silurs, durch die stark gepanzerten Amphibien der Kohlen-, Trias- und Juraformation, sondern auch durch die Ontogenie bestätigt, insofern im werdenden Thierkörper Kalkablagerungen resp. Verknöcherungen im Corium oder Perichondrium lange vorher auftreten können, bevor es zur Bildung centraler, in den einzelnen Theilen des Knorpelskeletes platzgreifender Ossificationsherde kommt. Am besten illustrirt wird dieses durch das Verhalten der Fische und Amphibien. So ist, um nur ein Beispiel anzuführen, der junge Balistes schon mit einem fertigen Hautpanzerkleid ausgerüstet, wann am Primordialcranium kaum die erste Verknöcherung beginnt.

Das Exoskelet ist nach den Untersuchungen Gegenbaur's und O. Hertwig's in seiner ersten Entstehung zurückzuführen auf die Bildung von kleinen, je auf einem Basalplättchen befestigten Zähnen, welche über die ganze Haut zerstreut liegen und welche ganz denselben Bau aufweisen, wie wir ihn von den eigentlichen, das Gebiss der Wirbelthiere constituirenden Zähnen später eingehend zu schildern haben werden.

Solche Hautzähnchen finden sich nun in der Haut der Selachier, der Ganoiden, Siluroiden und Dipnoër, und wenn man bedenkt, wie die obgenannten Basalplättchen unter einander zu Bändern und Netzen zusammenfliessen können (Fig. 21, 22), so hält es nicht schwer, aus diesem Vorgange auch die mächtigen Schilder abzuleiten, welche sich bei Panzerganoiden, Panzerwelsen, Lophobranchiern u. a. zu einem festen Knochenkürass zusammenfügen. Ja man darf dies füglich noch weiter ausdehnen und sämmtliche Schuppenbildungen der Fische [1]) sowie die Belegknochen des Schultergürtels und des

1) Den Ausgangspunkt bilden stets die bei Selachiern vorkommenden Placoidschuppen. Ganoidschuppen mit glatter, spiegelnder Oberfläche, d. h. mit einem Emailüberzug, finden sich in bester Ausprägung bei Lepidosteus und Polypterus.

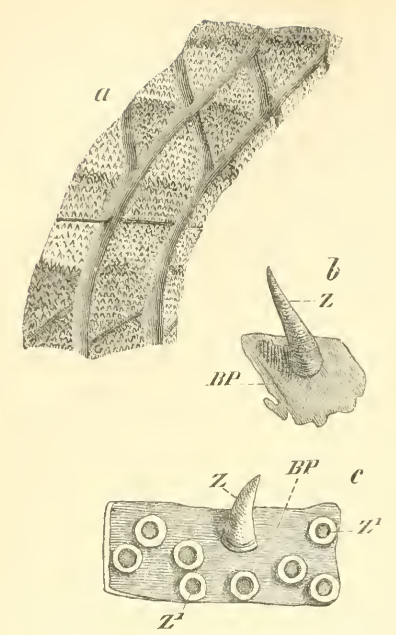


Fig. 21 (nach O. HERTWIG). *a* Hautpanzer von Hypostoma Comm. *b* Zähnchen aus der Bauchhaut von Callichthys. *c* Flossenplättchen (Schwanzflosse) von Hypostoma. *Z* Hautzähne, welche bei Z^1 von ihrem Sockel abgebrochen sind. *BP* Basalplatte.

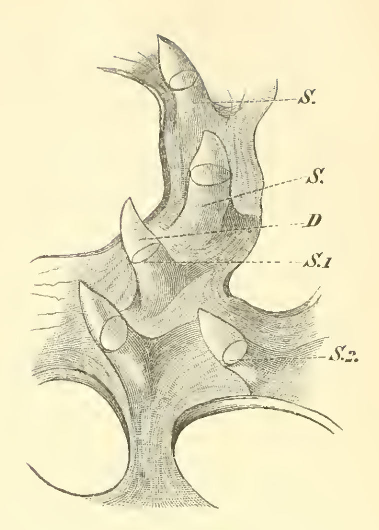


Fig. 22. Hautzähne von Protopterus. *D* der eigentliche Zahn, *S*, *S* der Zahnsockel, dessen obere Oeffnung bei S^1, S^2 durch den transparenten Zahn (*S*) hindurch im optischen Querschnitt erscheint.

Primordialschädels in ihrer ersten (phyletischen) Entstehung auf jenen Process zurückführen.

Ich werde auf diesen Punkt in dem Capitel über das Kopfskelet noch näher einzugehen und dort auf die typische, von Geschlecht zu Geschlecht, weit über die Fische hinaus, bis zu den Säugern sich vererbende Vertheilung jener Deckknochen hinzuweisen haben, die als Stirn-, Scheitelbeine etc. unterschieden werden. Repetirt sich hier ihre Anlage aus Zähnen und Zahnsockeln ontogenetisch nicht mehr, so ist dies eben als ein abgekürzter Entwicklungsprocess anzusehen. Der beste Beweis hierfür liegt in der Embryonalanlage des Vomers und anderer Knochen der Mundhöhle, deren Entstehung aus Zähnen sogar bei Amphibien noch nachzuweisen ist.

Von dem oben schon erwähnten starken Hautpanzer untergegangener Amphibiengeschlechter haben sich auf die heutigen Formen dieser Thiergruppe nur geringe Spuren vererbt. Dahin gehören die Knochenplatten, welche sich in der Rückenhaut gewisser Anuren (Ceratophrys dor-

Sturionen besitzen Knochenplatten, Spatularia ist nackt. Bei Teleostiern unterscheidet man Cycloid- und Ctenoid-Schuppen. Erstere sind ganzrandig und rundlich, letztere an den Rändern gezahnt. Zwischen beiden bestehen die verschiedensten Uebergangsformen.

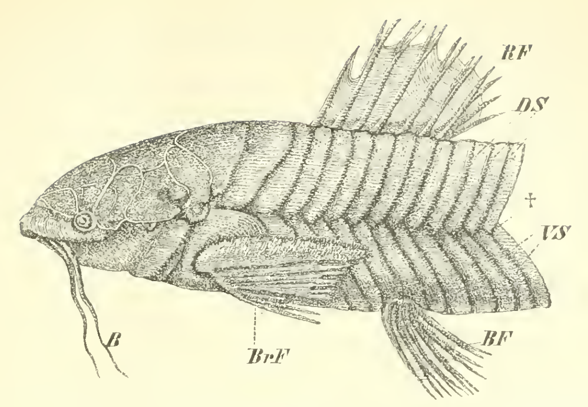


Fig. 23. Hautpanzer von Callichthys. *B* Barteln, *BrF* Brustflosse, *BF* Bauchflosse, *RE* Rückenflosse, *DS* und *VS* dorsale und ventrale Knochenschilder.

sata und Ephippifer aurantiacus) entwickeln, und ferner die zwischen die Hautschienen eingesprengten Schuppen der fusslosen Amphibien, der Gymnophionen oder Coecilien. Letztere lassen sich auf das Schuppenkleid der uralten Molche (Discosaurus) der Kohlenformation zurückführen.

Noch viel mächtiger aber gestaltete sich der Hautpanzer untergegangener Reptiliengeschlechter, wie z. B. derjenige mancher Ornithosceliden (Stegosaurus). Hier entwickelten sich metergrosse Knochenplatten und Knochenstacheln bis zu 63 Centim. Länge in der Rückengegend. Auch der Teleosaurus sowie der triassische Aëtosaurus ferratus besassen ein starkes Exoskelet. Unter den heutigen Reptilien zeichnen sich die Crocodilier und namentlich die Schildkröten durch ein wohl entwickeltes Hautskelet aus. So unterscheidet man bei den letzteren einen aus zahlreichen Stücken bestehenden Rücken- und Bauchschild (Carapax und Plastron). Beide entstehen z. Th. unabhängig vom knorpelig präformirten Innenskelet, d. h. nur als reine Bindegewebsverknöcherungen, was aber nicht ausschliesst, dass das Aussenskelet an manchen Stellen zu dem Innenskelet

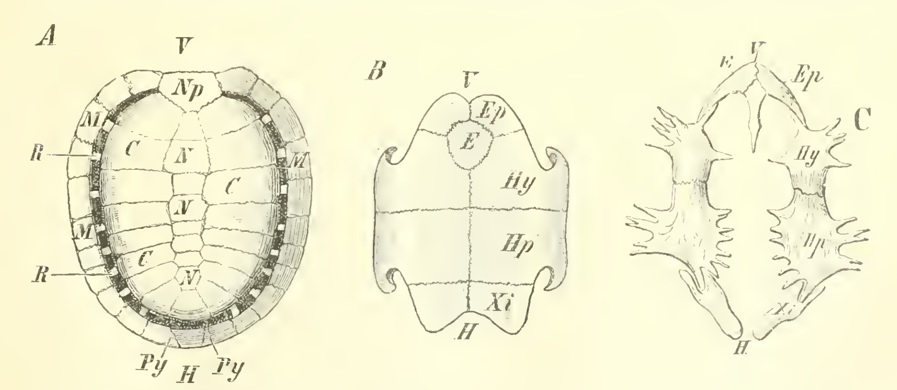


Fig. 24. **A** und **B** Carapax und Plastron einer jungen Testudo graeca, **C** Plastron von Chelone midas. *N*, *N* Neuralplatten, *C*, *C* Costalplatten, *M*, *M* Marginalplatten, *Np* Nuchalplatte, *Py*, *Py* Pygalplatten, *E* Entoplastron, *Ep* Epiplastron, *Hy* Hyoplastron, *Hp* Hypoplastron, *Xi* Xiphiplastron. (*V* bedeutet vorne, *H* hinten.) *RR* Rippen.

in innige Lagebeziehung treten und letzteres wohl auch da und dort verdrängen kann. Bezüglich der den Carapax und das Plastron zusammensetzenden Einzeltheile verweise ich auf die Figur 24 **A, B und C**.

Dass die Vögel beim Hautskelet nicht in Betracht kommen können, wurde schon oben, im Capitel über die Haut, bemerkt.

Unter den Säugethieren sind allein die Loricata (Gürtelthiere) mit einem Hautskelet versehen. Es bildet hier einen aus fünf beweglich unter einander verbundenen Platten componirten Rückenschild; die eine Platte deckt den Kopf, die andere den Hals, eine dritte die Schultern, eine vierte und fünfte die Rücken-, Lenden- und Beckengegend. Auch Schwanz- und Gliedmassen können von unvollständigen Knochenringen und Platten bedeckt sein. Ob dieses Hautskelet direct von jenem der Reptilien abzuleiten ist, erscheint sehr zweifelhaft; viel wahrscheinlicher ist, dass es als selbständige Bildung aufzufassen ist.

So ergibt also ein Rückblick auf das Aussenskelet, dass dasselbe bei den heutigen Thierformen, zumal bei den höheren Klassen, keine allzu grosse Rolle zu spielen berufen ist. Es steht dadurch im Gegensatz zu dem eine viel grössere morphologische Bedeutung beanspruchenden **Innenskelet**, dessen Schilderung nun folgen soll.

Literatur.

H. Credner. *Die Stegocephalen (Labyrinthodonten) aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. Zeitschr. der deutsch. geolog. Gesellschaft* 1881—1887.

A. Fritsch. *Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Prag.*

O. Hertwig. *Ueber Bau und Entwickelung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII. N. F. I.*

Derselbe. Ueber das Hautskelet der Fische (3 *Aufsätze*). *Morphol. Jahrb. Bd. II.* 1876. *Bd. V.* 1879. *Bd. VII.* 1881.

O. C. Marsh. *Zahlreiche Aufsätze in: American Journal of Science and Arts.*

L. Rütimeyer. *Ueber den Bau von Schale und Schädel bei lebend. und fossilen Schildkröten. Verhdlg. d. naturf. Ges. in Basel. VI.* 1.

R. Wiedersheim. *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena* 1879.

Derselbe. Zur Histologie der Dipnoërschuppen. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. XVIII. 1880.

II. Inneres Skelet.

1. Wirbelsäule (Columna vertebralis).

Vorläufer nicht nur der Wirbelsäule, sondern des ganzen Skeletes ist, wie schon aus der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung zu ersehen war, ein in der Längsaxe des Embryos verlaufender elastischer Strang, den man mit **Chorda dorsalis** oder **Rückensaite** bezeichnet. Am Kopf- wie am Schwanzende zugespitzt, baut er sich aus einem Gewebe auf, das aus dem inneren Keimblatt hervorgeht, also epithelialen Ursprungs ist. In Folge davon fehlt auch dem aus grossen, saftreichen Zellen bestehenden Parenchym ursprünglich jegliche Zwischensubstanz (Intercellular-Substanz); bald aber treten in den mit einer Membran sich

umgebenden Zellen Vacuolen auf, und während eine schleimige Umwandlung des Protoplasmas nebenhergeht, wird eine regressive Metamorphose der Chorda eingeleitet. Dass dieselbe schon in so frühen Stadien der Entwicklung auftritt, beweist, dass das ganze Organ seiner ursprünglichen physiologischen Function schon vor sehr langer Zeit verlustig gegangen sein muss.

Indem jener Process immer weiter fortschreitet, bleiben schliesslich von den im innern Bezirk der Chorda liegenden Zellen nur noch die Wände übrig. Diese platten sich gegenseitig ab und so erhält das Gewebe eine wabige, maschige, hollundermarkähnliche Structur.

Anders verhält es sich an der Peripherie, wo die betreffenden Zellen saft- und protoplasmareich bleiben und bei der Schaffung jenes Gebildes, welches man als **innere Chordascheide** (Elastica s. Limitans interna) bezeichnet, die Hauptrolle spielen.

Ob man im Recht ist, wenn man, der bisherigen Auffassung folgend, die „innere Scheide" als etwas ausserhalb der Chorda Liegendes betrachtet, ist neuerdings sehr zweifelhaft geworden. Es handelt sich vielmehr höchst wahrscheinlich nur um eine Differenzirung der äussersten Randschicht der peripheren Chordazellen, d. h. also um ein der Chorda selbst inhärentes Gebilde (Lvoff). Der Begriff Chordascheide würde einzig und allein der aus dem Gewebe der Somiten hervorgehenden **skeletogenen** (mesodermalen) **Schicht** zukommen, die man bisher als äussere Chordascheide zu bezeichnen gewohnt war. Sie ist sowohl zelliger als faseriger Natur und zeigt bei verschiedenen Wirbelthiergruppen sehr verschiedene Modificationen des (concentrisch angeordneten) Bindegewebes; doch kann hierauf nicht näher eingegangen werden. Zu erwähnen ist aber noch, dass an der Peripherie der skeletogenen Schicht ein dichtes Geflecht von elastischen Fasern auftreten kann, in welchem Falle man dann von einer Elastica s. Limitans externa spricht (Fig. 25 *Ee*).

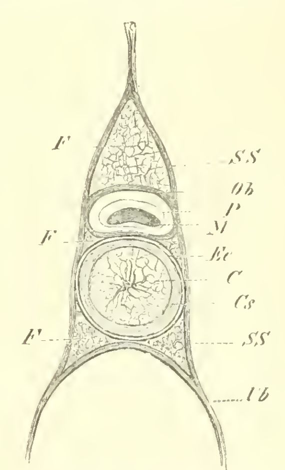


Fig. 25. Querschnitt der Wirbelsäule von Ammocoetes. *C* Chorda, *Cs* Chordascheide (skeletogene Schicht), *Ee* Elastica, *SS* fibrilläres Gewebe, *Ob* obere Bögen, *Ub* untere Bögen, *F* Fettgewebe, *M* Medulla spin., *P* Pia.

Das Fasergewebe der skeletogenen Schicht wächst nun dorsal von der Chorda über dem Rückenmark zusammen und bildet so ein continuirliches, häutiges Rohr, welches nur an der Stelle der durchtretenden Rückenmarksnerven unterbrochen ist. Von einer eigentlichen Gliederung, wobei später das Muskelsystem, als formatives Princip, eine grosse Rolle spielt, ist in diesem Entwicklungsstadium, welches man als **häutige Wirbelsäule** bezeichnet, noch nichts zu erkennen. Sie wird erst dadurch eingeleitet, dass in der vorher faserig-häutigen Masse des skeletogenen Gewebes, in unmittelbarer Nähe der Chorda, knorpelige Herde auftreten, welche eine segmentale Anordnung (Metamerenbildung) zeigen und welche die Anlage der Wirbelkörper, resp. Wirbelbogen darstellen[1]). Damit ist das zweite, das **knorpelige**

1) Wie paläontologische Befunde aus der permischen Epoche (Pelycosauria, Cope) beweisen, ist jedes Corpus vertebrae ursprünglich aus mehreren Elementen be-

Entwicklungsstadium der Wirbelsäule erreicht, und endlich kann es noch zu Ossificationsprocessen kommen (**knöchernes Stadium**). Die sich nicht consolidirenden Gewebstheile werden zu den Bandapparaten der Wirbelsäule (Ligamenta intervertebralia etc.).

Bei diesen eben beschriebenen Differenzirungen des skeletogenen Gewebes erleidet die Chorda dorsalis bei den verschiedenen Thiergruppen ein sehr verschiedenes Schicksal; so kann sie als ein gleichmässig cylindrischer Strang fortbestehen, resp. weiterwachsen, oder erfährt sie von Seiten der Wirbelkörper die mannigfachsten Wachsthumsbeschränkungen (Einschnürungen etc.), oder endlich kann sie gänzlich zu Grunde gehen.

Dazu gesellen sich dann im knorpeligen und knöchernen Stadium die verschiedensten Fortsatzbildungen (Processus spinosi, transversi, articulares etc.), oder kommt es, wie z. B. in der Nacken-, Kreuz- und Steissbeingegend, zu Verschmelzungen einzelner Wirbel untereinander.

Die alte Anatomie hat die das Rückenmark, das Neuron, umschliessenden Spangen oder Bogen als Neurapophysen bezeichnet und ihnen die vom Wirbelkörper entspringenden, ventral gerichteten Fortsätze, welche da und dort die grosssen, in der Längsaxe des Körpers verlaufenden Blutgefässe umschliessen, als Hämapophysen gegenübergestellt.

Alle diese ontogenetisch auftretenden Stadien finden nun in der Stammesentwicklung ihre vollständige Parallele, wie dies die folgenden Capitel darthun werden.

Fische und Dipnoër.

Die Wirbelsäule aller Fische zeichnet sich durch einen sehr einheitlichen Charakter ihrer Elemente aus, so dass man stets nur einen Rumpf- und einen Schwanztheil unterscheiden kann. Die Grenze zwischen beiden fällt mit dem Hinterende der Leibeshöhle zusammen.

Während die die ganze Körperlänge durchsetzende, nur von weichem Blastem umgebene Chorda dorsalis des Amphioxus noch den frühesten, embryonalen, gänzlich ungegliederten Typus darstellt, treten in der Reihe der **Cyclostomen**, und zwar namentlich bei Petromyzonten schon mannigfach gestaltete Knorpelelemente auf, welche der derben, fibrillären Chordascheide in Form von Bogenrudimenten direct aufsitzen, dorsal aber in der Mittellinie nicht zusammenfliessen. Jene Knorpelstücke, von denen je zwei Paare auf ein Muskelsegment entfallen, sind den später zu betrachtenden Intercalarstücken der Selachier homolog, und zwar ist massgebend dafür der Durchtritt der Spinalnerven. Sie dienen in erster Linie als Ansatz- und Ursprungspunkte für die Muskeln, welche dadurch an Leistungsfähigkeit gewinnen, zugleich erhält auch das Rückenmark einen Schutzapparat.

In der mittleren Körperregion treten auch dorsal von den Wirbelbogen liegende Processus spinosi, also Dornfortsätze, auf. In der Schwanz-

stehend zu denken. So finden sich bei den eben genannten Schuppenlurchen zwei seitliche Keile (Centra propria, Cope), welchen der aus paariger Knochenanlage hervorgehende obere Bogen mit seinen Fortsätzen aufsitzt. Zwischen die eigentlichen Wirbel eingesprengt liegt das Intercentrum (Cope) oder Hypocentrum (Gaudry). Dieses fungirt als Rippenträger. Alle jene verschiedenen Knochencentren sind auf mechanische, im Laufe der Phylogenese einwirkende Ursachen (schlängelnde Bewegung) zurückzuführen.

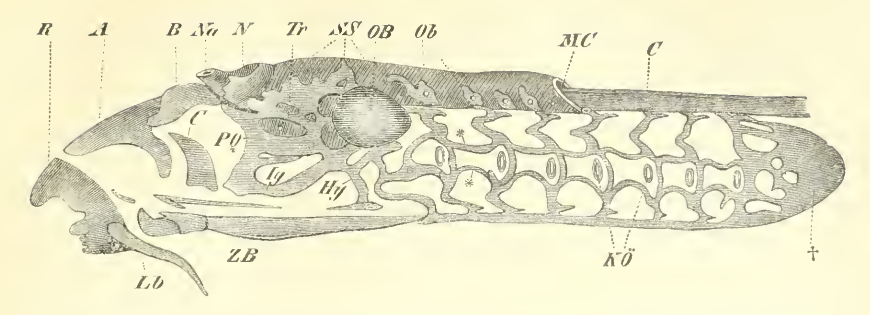


Fig. 26. Kopfskelet von Petromyzon Planeri. *Lb* Labialknorpel, *R* knorpelige, ringförmige Inlage des Saugmundes, *A*, *B*, *C* drei weitere Stützplatten des Saugmundes, *ZB* Zungenbein, *Na* Apertura nasalis externa, *N* Nasensack, *Tr* Trabekel, *PQ* Palato-Quadratum, *Ig* Spange, die noch zum Palato-quadratum gehört, *SS* fibröses Schädelrohr, welches nach hinten bei *MC* (Medullarkanal) durchschnitten ist, *OB* Ohrblase. *Ob* obere Bogen, *Hy* Hyoid, *KO* Kiemenöffnungen, † hinterer Blindsack des Kiemenkorbes, * *Querspangen des Kiemenkorbes, *C* Chorda.

gegend, wo die Bogen zu einer continuirlichen, nur von den Nervenlöchern durchbrochenen Knorpelleiste zusammenfliessen, erscheinen auch untere Bogen und diese vereinigen sich mit unteren Processus spinosi in ganz ähnlicher Weise, wie dies mit den oberen Dornfortsätzen der Fall ist (vergl. den Passus auf pag. 36, wo von Neuro- und Hämapophysen die Rede ist.

Bei Ammocoetes finden sich Knorpelelemente nur in der Schwanzgegend. Der Schwanzknorpel von Myxine und Bdellostoma ähnelt sehr dem der Petromyzonten und des Ammocoetes. Bei allen diesen unterscheiden sich die knorpeligen Dornfortsätze von denjenigen der Haie und Rochen dadurch, dass sie ungegliedert sind. Zwei von der Basis cranii von Petromyzon an der Ventralseite der Chorda nach rückwärts sich erstreckende, schmale Knorpelstreifen sind, wenn auch nicht immer regelmässig, segmentirt und können als die ersten Andeutungen von Wirbelkörpern gelten, ganz ähnlich, wie sie z. B. bei Chimaera vorkommen. Auch bei Sturionen finden sich derartige Bildungen.

Wir sehen also, dass die Myxinoiden und Ammocoetes mit ihrer ungegliederten Wirbelsäule eine niedrigere Entwicklung darbieten als die Petromyzonten, bei welchen die Spuren einer Segmentirung nicht zu verkennen sind.

An diese Verhältnisse der Cyclostomen lassen sich diejenigen der **Knorpelganoiden, Chimären** und **Dipnoër** direct anknüpfen, insofern sich bei ihnen der metamere Charakter im Wesentlichen durch die oberen Bogen ausspricht.

Statt der Wirbelkörper fungirt hier die starke, concentrisch geschichtete Chordascheide (Fig. 28 *Cs*), in welcher sich dorsal wie ventral paarig angeordnete Knorpelplatten entwickeln. Die dorsalen wachsen zu den schon erwähnten oberen, die ventralen zu unteren Bogen aus (Fig. 27, 28 *Ob, Ub*). Letztere umschliessen in der Schwanzgegend die Aorta- und die Vena caudalis, weiter nach vorne aber kommt es nicht mehr zum Zusammenschluss des Knorpels in der ventralen Mittellinie, und in Folge dessen endet der untere Bogen jederseits in einem lateralwärts gerichteten Knorpelzapfen „Basalstumpf", der sich abgliedern und rippenartige Anhängsel darstellen kann. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Selachiern und Teleostiern. Zur weiteren Festigung der Wirbelsäule treten bei Knorpelganoiden

und Selachiern zwischen den oberen und unteren Bogen sogenannte Schaltstücke (Intercalaria) auf (Fig. 27, 28 *Ic*).

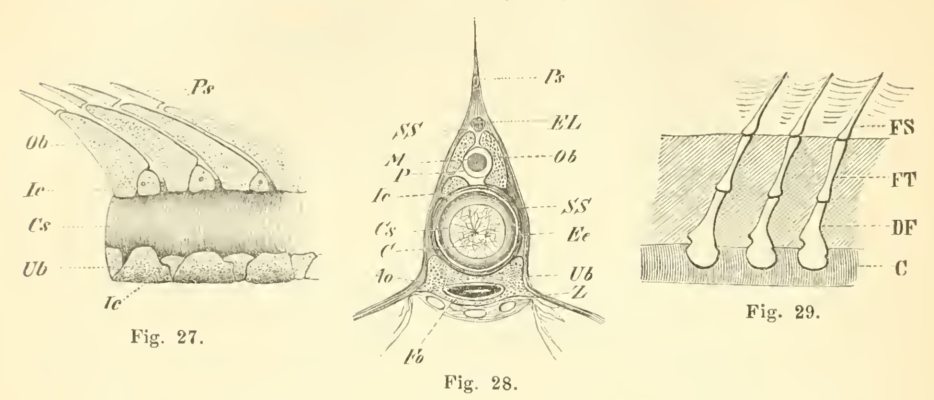


Fig. 27. Fig. 28. Fig. 29.

Fig. 27. Wirbelsäule von Spatularia, seitliche Ansicht. Fig. 28. Wirbelsäule von Acipenser ruth. aus dem vorderen Körperabschnitt. *Ps* Processus spinosi, *EL* elastisches Längsband, *SS* fibrilläres Gewebe, *Ob* obere Bogen, *M* Medulla spinal., *P* Pia, *Ic* Intercalarstücke, *Cs* Chordascheide, *C* Chorda dors., *Ee* Elastica externa, *Ub* untere Bogen, *Ao* Aorta, *Fo* medianwärts einspringende Querspangen der unteren Bogen, welche ventralwärts die Aorta umschliessen, *Z* Basalstümpfe der unteren Bogen.

Fig. 29. Stück der Wirbelsäule von Protopterus, seitliche Ansicht. *C* Chorda, *DF* Dornfortsätze, *FT* Flossenträger, *FS* Flossenstrahlen.

Eine viel höhere Stufe erreicht die Wirbelsäule der **Knochenganoiden** dadurch, dass sich bei ihnen rings um die Chorda Knorpel entwickelt, von dem die Bögen unmittelbar auswachsen und von dem auch die Bildung der eigentlichen Wirbelkörper ihren Ausgang nimmt. Zugleich tritt im Bereich des ganzen Wirbels ein ausgedehnter Ossificationsprocess auf, welcher der Wirbelsäule ein ungemein derbes und festes Aussehen verleiht. Hand in Hand damit zeigt die Chorda kein gleichmässiges Wachsthum mehr, sondern erscheint im Centrum jedes Wirbelkörpers, also vertebral, d. h. innerhalb des Wirbelkörpers eingeschnürt, resp. ganz abgeschnürt, während sie intervertebral ausgedehnt bleibt und so gewissermassen die Kitt- oder Ausfüllmasse abgibt für je zwei aneinanderstossende Wirbelkörper (Fig. 31 *C*, *C*[1]). Diesen Vorgang können wir

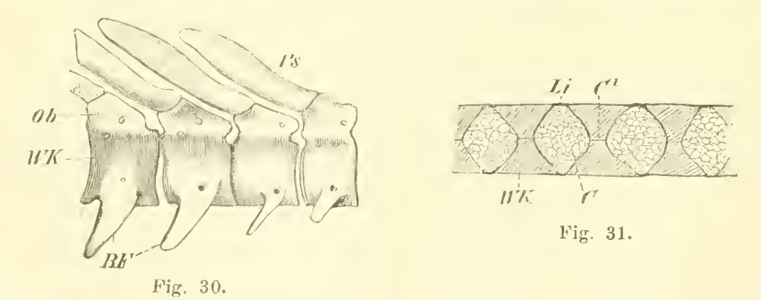


Fig. 30. Fig. 31.

Fig. 30. Stück der Wirbelsäule von Polypterus. *WK* Wirbelkörper, *BF* Basalfortsätze (Basalstümpfe), *Ob* obere Bogen, *Ps* Processus spinosi.

Fig. 31. Schematische Darstellung des intervertebralen Chordawachsthums. *C*, *C*[1] ausgedehnte und eingeschnürte Chorda, *WK* Wirbelkörper, *Li* Ligamenta intervertebralia.

bei sämmtlichen übrigen Fischen, also bei Selachiern und Teleostiern wieder constatiren und so wird also hier der Wirbelkörper stets tief biconcav sein und einen Doppelkegel darstellen.

Von diesem Verhalten macht einer der Knochenganoiden, nämlich Lepidosteus, eine bemerkenswerthe Ausnahme, insofern es zwischen den einzelnen Wirbelkörpern zu förmlichen Gelenkbildungen kommt. Am hinteren Umfang jedes Wirbelkörpers entwickelt sich hier eine Grube, in welcher der nächst hintere Wirbel mit einem Gelenkkopf eingelassen ist. Bei ausgewachsenen Exemplaren ist die Chorda (mit Ausnahme der Schwanzgegend) gänzlich verschwunden, in der Fötalperiode aber zeigt sie sich intravertebral ausgedehnt, intervertebral aber eingeschnürt, ein Verhalten, das uns erst wieder bei höheren Typen, wie z. B. bei Reptilien, entgegentritt.

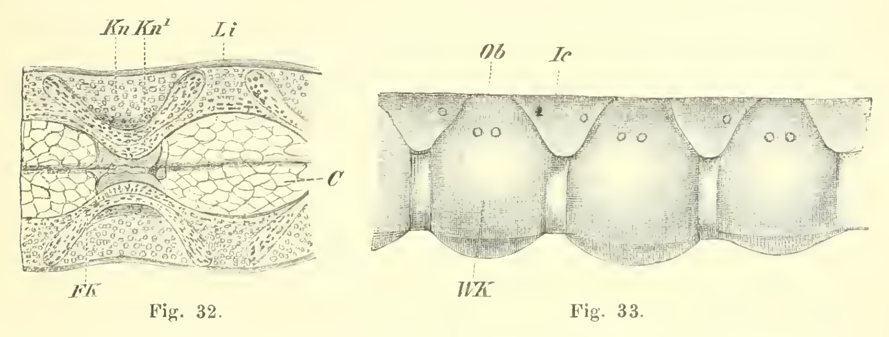


Fig. 32. Fig. 33.

Fig. 32. Stück der Wirbelsäule eines jungen Haifisches (Scyllium can.). Nach CARTIER. *C* Chorda, *Kn* äussere, *Kn*[1] innere Knorpelzone, *FK* die dazwischen liegende, in Verkalkung begriffene Faserknorpelmasse, *Li* Intervertebralligament.

Fig. 33. Stück der Wirbelsäule von Scymnus. *WK* Wirbelkörper, *Ob* obere Bogen, *Ic* Intercalarstücke. Die in den Bogen und den Intercalarstücken sichtbaren Löcher bezeichnen den Austritt der Spinalnerven.

Der primitive Charakter der Fischwirbelsäule findet auch darin seinen Ausdruck, dass es nur ausnahmsweise zu einer dorsalwärts erfolgenden Verwachsung der Bogentheile untereinander kommt. In der Regel wird der Abschluss durch besondere Knorpelplättchen und ein stets vorhandenes, elastisches Längsband erzielt. Zuweilen keilen sich auch die Dornfortsätze pflockartig zwischen die Bogenhälften hinein. Dasselbe gilt auch für die im Caudalabschnitte der Wirbelsäule auftretenden unteren Bildungen gleichen Namens.

Haie und Ganoiden besitzen eine grössere Wirbelzahl (bis nahe an 400) als die Teleostier, bei welchen selten mehr als 70 Wirbel getroffen werden; der Aal besitzt übrigens circa 200.

Eine besondere Aufmerksamkeit erheischt die Schwanzwirbelsäule der Fische und wir haben dabei von dem primitiven Verhalten des Amphioxus, der Cyclostomen und Dipnoër auszugehen. Hier läuft die Chorda dorsalis vollkommen gerade bis ans Hinterende des Körpers und wird ganz symmetrisch von der Schwanzflosse umgeben. (Homocerker Fischschwanz.) Diesem Verhalten begegnen wir auch bei devonischen Fischen, sowie in den Jugendstadien der Knochenfische (Fig. 34). Bald tritt aber hier, in Folge ungleicher Wachsthumsverhältnisse, eine stärkere Entwicklung der ventralen Hälfte der Schwanz-

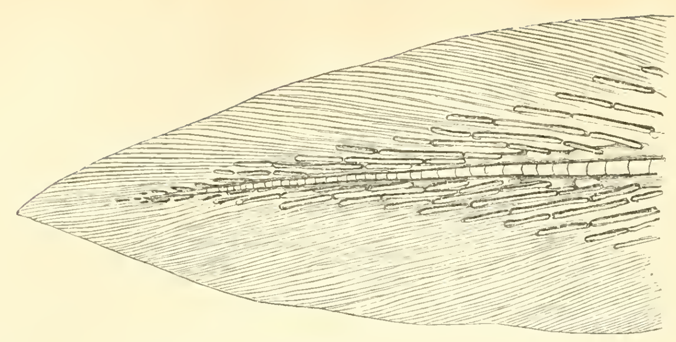


Fig. 34. Schwanz von Protopterus.

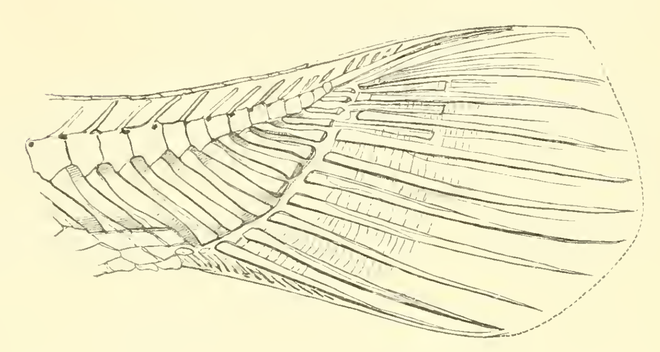


Fig. 35. Schwanz von Lepidosteus.

flosse resp. ihres Stützskeletes ein und dadurch erfährt die Wirbelsäule eine Abweichung in dorsaler Richtung (Heterocerker Fischschwanz) (Fig. 35). Die Heterocerkie kann eine äusserlich sofort erkennbare sein (viele fossile Fische), oder ist sie nur eine innerliche und wird durch eine mehr oder weniger symmetrische Schwanzflosse äusserlich maskirt (Lepidosteus, Amia, Salmo, Esox u. v. a.).

Amphibien.

Abgesehen von den fusslosen Schleichenlurchen kann man an der Wirbelsäule aller Amphibien einen Hals-, Brust-, Lenden-, Kreuzbein- und Schwanztheil unterscheiden, und diese Abgrenzung in zahlreichere Regionen lässt sich von hier bis zu den Säugethieren hinauf durchführen.

Wie bei den meisten Fischen, so erleidet auch bei den Urodelen im Larvenzustand die Chorda dorsalis eine vertebrale Einschnürung, während sie intervertebral weiterwächst und sich dem entsprechend ausdehnt. Also handelt es sich auch hier um amphicöle Wirbel. Weiterhin entwickeln sich intervertebrale Knorpelmassen, welche, centralwärts fortwuchernd, die Chorda mehr und mehr einschnüren, so dass sie schliesslich ganz zum Schwund gebracht werden kann. Endlich tritt ein Differenzirungs-, sowie ein von der Peripherie fortschreitender Resorptionsprocess in den betreffenden Knorpeltheilen auf; es kommt in ihrem Innern zur Bildung einer Gelenkhöhle, so dass man am

Wirbelkörper der höheren Urodelen vorne einen von Knorpel überzogenen Gelenkkopf, hinten dagegen eine von Knorpel ausgekleidete Pfanne unterscheiden kann (opisthocoeler Wirbelcharacter). (Ein Blick auf die Fig. 36 *A—D* wird dieses deutlich illustriren.)

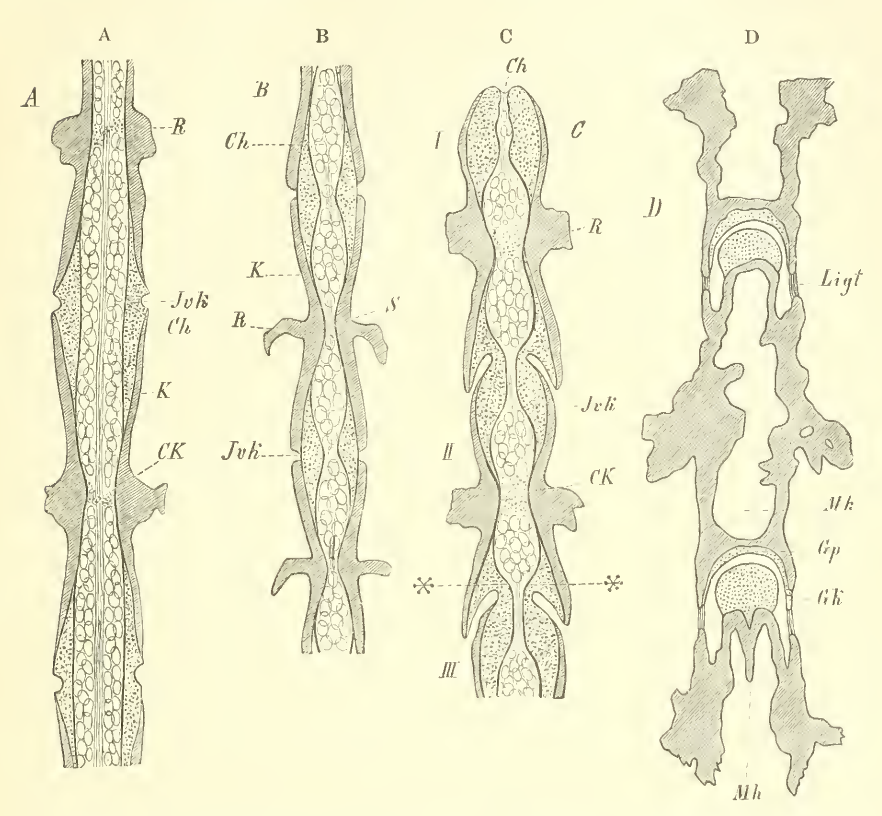


Fig. 36. Längsdurchschnitte durch die Wirbelsäule einiger Urodelen. **A** von Ranodon sib., **B** von Amblystoma tigrinum, **C** von Gyrinophilus porphyr. (die drei vordersten Wirbel *I*, *II*, *III*), **D** von Salamandrina perspicill. *Ch* Chorda, *Jvk* Intervertebralknorpel, *CK* Intervertebrale Knorpel- und Fettzellen, *K* Peripherer Knochenmantel des Wirbelkörpers, *R* Rippen- und Querfortsätze, *S* Intervertebrale Einschnürung der Chorda bei Amblystoma tigr. ohne Knorpel- und Fettzellen. ** Die intervertebral liegenden Knorpelcommissuren. *Mh*, *Mh* Markhöhlen, *Gp*, *Gk* Gelenkpfanne und Gelenkkopf. *Ligt* Ligamenta intervertebralia.

Somit kann man in der Ausbildung der Urodelenwirbelsäule drei Etappen unterscheiden: 1) eine Verbindung der einzelnen Wirbelkörper durch die intervertebral ausgedehnte Chorda dorsalis. 2) eine Verbindung durch intervertebrale Knorpelmassen und 3) endlich eine gelenkige Verbindung. Diese drei verschiedenen Entwicklungsstadien finden ihre vollkommene Parallele in der Stammesentwicklung der geschwänzten Amphibien, indem sowohl alle fossilen Formen, wie z. B. die Stegocephalen der Kohle und die Labyrinthodonten, als auch die Ichthyoden, Derotremen, sowie viele Salamandrinen ein-

fach biconcave Wirbel ohne Differenzirung von Gelenkköpfen und -Pfannen aufweisen [1]).

Während sich nun die Wirbel der Urodelen nicht von der Chordascheide aus, sondern im umgebenden Bindegewebe, ohne präformirte Knorpelgrundlage, entwickeln, sind diejenigen der ungeschwänzten Amphibien (Anuren), genau wie diejenigen der Selachier, Knochenganoiden und höheren Vertebraten, knorpelig präformirt. Stets kommt es zwischen den einzelnen Wirbelkörpern zu echten Gelenkbildungen, und zwar entsteht der Gelenkkopf in der Regel am hinteren, die Gelenkpfanne am vorderen Wirbelende (procöler Wirbelcharakter). Ein weiterer Unterschied liegt in dem Verhalten der Chorda, indem sie intravertebral länger persistirt als vertebral, ein Verhalten, das zu den Reptilien hinüberführt. Endlich wäre noch auf die Configuration der Schwanzwirbelsäule, als einen Hauptdifferenz-Punkt zwischen geschwänzten und ungeschwänzten Amphibien, aufmerksam zu machen. Der lange, an die Urodelen erinnernde Caudaltheil der Froschlarven-Wirbelsäule geht mit der Verwandlung des Thieres allmälig einer regressiven Metamorphose entgegen und die innerhalb des Rumpfes gelegenen Wirbel fliessen schliesslich zu einem langen, ungegliederten, dolchartigen Knochen, dem sog. Steissbein (Os coccygis) synostotisch mit einander zusammen (Fig. 37 *Oc*).

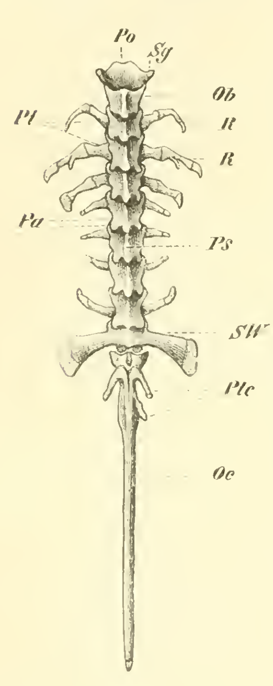


Fig. 37. Wirbelsäule von Discoglossus pictus. *Pa* Processus articulares, *Ps* Processus spinosi, *Pt* Processus transversi der Rumpfwirbelsäule, *Pte* Processus transversi der Caudalwirbelsäule (Os coccygis, *Oc*), *SW* Sacralwirbel, *Ob* oberer Bogen des ersten Wirbels, *Sg* seine seitlichen Gelenkflächen, *Po* sein vorderer Fortsatz, *R* Rippen.

Die oberen Wirbelbogen entstehen in directem Zusammenhang mit den Wirbelkörpern und dies gilt auch für die unteren. Letztere sind einzig und allein auf die Schwanzwirbelsäule der Urodelen beschränkt und entsprechen offenbar den früher schon erwähnten Basalstümpfen der Ganoiden-Wirbelkörper. Die vordersten von ihnen fungiren da und dort noch als Rippenträger und dieser eine Umstand genügt schon, um die frühere Ansicht, wonach die unteren Bogen modificirte Querfortsätze oder festgewachsene Rippen sein sollen, als unhaltbar erscheinen zu lassen (Wiedersheim).

Die Dornfortsätze, sowie die vom zweiten Wirbel an auftretenden, in der Regel doppelwurzeligen Querfortsätze zeigen die allerverschiedensten, häufig nach Körpergegenden variirenden Gestaltungen und Grössenverhältnisse. Eine besonders starke Entfaltung — und dies gilt vor Allem für die Anuren — zeigt der Processus transversus des das Becken tragenden, einzigen Sacralwirbels.

1) Die paläozoischen Lurche zeigen einen dreifach verschiedenen Wirbelbau. Danach kann man dieselben in folgende drei Gruppen bringen: 1) Rhachitomi: Wirbelkörper aus einem Complex mehrerer Knochencentra bestehend, zu welchen stets nur ein Bogen gehört. 2) Embolomeri: Jeder Wirbel aus zwei hintereinander liegenden Segmenten bestehend Je zwei dieser Wirbelkörper tragen nur einen oberen Bogen. 3) Stegocephalen: Wirbelkörper einheitlich mit je nur einem oberen Bogen.

An jedem Wirbel unterscheidet man bei allen Amphibien zwei Paare von Gelenkfortsätzen (Processus articulares s. obliqui), welche an der vordern und hinteren Circumferenz der Basis des Wirbelbogens angeordnet sind und mit überknorpelten Flächen von Wirbel zu Wirbel dachziegelartig übereinandergreifen (Fig. 37 *Pa*). Rechnet man dazu noch das Verhalten der Dornfortsätze, die, wie oben erwähnt, bei manchen Urodelen mit einander articuliren können, so lässt sich verstehen, wie aus der in ihren einzelnen Gliedern nur wenig beweglichen Wirbelsäule der Ganoiden und Selachier bei Amphibien, wie vor allem bei Urodelen, eine elegante, in ihren einzelnen Stücken leicht bewegliche Kette geworden ist, welche in letzter Instanz zurückzuführen ist auf die veränderte, dem Landleben angepasste Bewegungsart des Thieres.

Es erübrigt noch, auf den ersten Rumpfwirbel, die einzige Vertebra cervicalis der Amphibien, einen Blick zu werfen. Durch seine Beziehungen zum Schädel ist er in einer Weise modificirt, wie dies nirgends in der Reihe der Fische zur Beobachtung kommt. Von den Amphibien an macht sich von Seiten der Halswirbelsäule und des Schädels das Bestreben bemerklich, eine immer freiere Beweglichkeit zu erreichen. Der erste Wirbel der Amphibien zeichnet sich den übrigen Wirbeln gegenüber im Wesentlichen durch negative Charaktere aus, indem er nur einen einfachen Ring darstellt mit einem schwach entwickelten Wirbelkörper; Querfortsätze und Rippen fehlen in der Regel, oder sind sie, was die ersteren anbelangt, doch nur rudimentär vorhanden. Seine directe Anlagerung an den Schädel hat diesem Wirbel den Namen Atlas verschafft, jedoch mit Unrecht, da der eigentliche Atlas der Amphibien, d. h. der erste Wirbel der übrigen Vertebraten, wohl ursprünglich als discrete Masse sich anlegt, später aber seine Selbständigkeit aufgibt und mit dem Occipitaltheil des Schädels zu einer Masse zusammenfliesst (PH. STÖHR). Aus diesem Grunde ist der sogenannte Atlas der Amphibien kein solcher, sondern entspricht dem Epistropheus der höheren Vertebraten, d. h. dem zweiten Wirbel derselben. Er besitzt an der vorderen Circumferenz seines unteren Bogens einen schaufelartigen, an seiner ventralen Fläche von Knorpel überzogenen Fortsatz (Proc. odontoides *aut.* Fig. 37 *Po*), der mit der Basalplatte des Schädels articulirt. Seine Entwicklungsgeschichte beweist, dass er aus dem hintersten Abschnitt der verknorpelnden Schädelchorda entsteht, indem letztere sich aus der Basalplatte allmälig herausschnürt, um späterhin synostotisch mit dem Wirbel zu verschmelzen. Rechts und links vom Proc. odontoides liegen zwei mit den Occipitalhöckern des Schädels articulirende Gelenkfacetten (*Sg*), die als umgewandelte Proc. transversi aufzufassen sind. Processus articulares sind nur am hinteren Umfang entwickelt.

Was die Zahl der den einzelnen Regionen der Columna vertebralis angehörigen Wirbel betrifft, so beläuft sie sich bei den heutigen Anuren constant auf acht präsacrale und einen sacralen Wirbel, welch' letzterer entweder noch wohl differenzirt oder mit der Masse des dahinterliegenden Steissbeins untrennbar zusammengeflossen ist. Die Frösche des Diluviums und der Tertiärzeit besassen im Ganzen elf wohl differenzirte Wirbel, wovon zwei auf das Steissbein kamen. Viel schwankender sind die Zahlenverhältnisse der Urodelenwirbel, wovon ich hier einige übersichtlich zusammenstellen

will. Ich bemerke aber dazu, dass sogar bei Individuen einer und derselben Art Schwankungen vorzukommen pflegen.

	Halswirbel	Stamm-wirbel	Sacral-wirbel	Caudal-wirbel	Summe aller Wirbel
Salamandrina perspic. . .	1	13	1	32—42	47—57
Triton cristatus	1	15	1	36	53
Triton helveticus . . .	1	12	1	23—25	37—39
Spelerpes fuscus	1	14	1	23	39

Eine viel grössere Wirbelzahl findet sich bei Perennibranchiaten, Derotremen und Gymnophionen. So besitzt z. B. Siren lacertina etwa 100, Proteus 60 Wirbel u. s. w.

Reptilien.

Im Gegensatz zu den zahlreichen fossilen Formen zeigen nur wenige der heutigen Reptilien, nämlich Hatteria und die Ascalaboten, zeitlebens den primitiven, biconcaven Wirbelcharakter mit intervertebral ausgedehnter Chorda dorsalis. Dazu kommt noch, dass der bei den paläozoischen Schuppenlurchen erwähnte Zerfall des Wirbels in mehrere Theilstücke auch bei den Rhynchocephalen noch durch Suturen angedeutet ist. Man kann nämlich hier zwei obere Bogenhälften, das eigentliche Wirbelcentrum und das Intercentrum, unterscheiden.

Bei allen übrigen bleibt die Chorda intravertebral länger ausgedehnt, geht aber nach vollendetem Wachsthum spurlos zu Grunde und wird durch Knochengewebe ersetzt. Darin, d. h. in der durchweg stärkeren solideren Verknöcherung liegt überhaupt der charakteristische Unterschied zwischen dem Gesammtskelet der Ichthyopsiden einer- und demjenigen der Amnioten andererseits. In der Regel kommt es zu einer, nach dem procölen Typus gebildeten Gelenkverbindung zwischen den einzelnen Wirbelkörpern; eine Ausnahme machen nur die oben genannten Sauriergeschlechter mit intervertebralem Chordawachsthum, sowie die Crocodilier, bei welchen intervertebrale Bandscheiben existiren.

Was den Zerfall in einzelne Regionen, sowie das Auftreten von Fortsätzen anbelangt, so gilt dafür die für die Amphibien-Wirbelsäule aufgestellte Eintheilung, doch besteht bei den Reptilien die Halswirbelsäule nicht wie dort nur aus einem, sondern stets aus mehreren Wirbeln; auch sind stets mindestens zwei Sacralwirbel[1]) mit kräftigen Querfortsätzen vorhanden. Ein gewöhnlich aus drei Stücken (bei Crocodiliern finden sich vier) bestehender Atlas (über den sog. Proatlas vergl. Fig. 38) und ein mit einem Zahnfortsatz versehener Epistropheus, welch' letzterer den Amphibien gegenüber als eine neue Erwerbung erscheint, sind überall gut entwickelt. Der Kopf erhält eine freiere Beweglichkeit; die Wirbelsäule differenzirt sich schärfer in die einzelnen Regionen.

1) Bei Crocodiliern finden sich nicht selten drei Sacralwirbel, wodurch dann die Zahl der präsacralen Wirbel eine Beschränkung erfährt. Bei den Mammalia besteht hierfür eine Parallele.

In Folge des mangelnden Schultergürtels kann man an der Wirbelsäule der Schlangen und Amphisbänen, wie dies auch für die Schleichenlurche gilt (s. oben), nur einen Rumpf- und Caudaltheil unterscheiden.

Sehr variable, ja sogar individuell schwankende Verhältnisse zeigt die Wirbelsäule der Schildkröten; es können hier in einem und demselben Individuum procöle, amphicöle, opisthocöle, ja selbst biconvexe Wirbel mit knorpeligen, von der Chorda durchsetzten Intervertebralscheiben in bunter Reihenfolge mit einander abwechseln. Zuweilen kommt es im Schwanz- und Halstheil nicht einmal zur Herausbildung eigentlicher Gelenke, und die Wirbelsäule bleibt so gewissermassen auf embryonaler Stufe stehen (Seeschildkröten).

Eine ganz besondere Beachtung verdient die Wirbelsäule der Chelonier, auch deshalb, weil ein grosser, acht Wirbel umfassender Theil von ihr in synostotische Beziehungen zu den Hautknochen des Rückenschildes tritt und so in seinen einzelnen Theilen starr und unbeweglich wird (vergl. das Hautskelet).

Die Wirbelkörper und -bogen der Ophidier, Lacertilier und Chelonier sind synostotisch mit einander verbunden, bei Crocodiliern aber bleiben sie durch eine Naht getrennt. Dasselbe wird ausnahmsweise auch bei Cheloniern, z. B. bei Chelone midas, beobachtet.

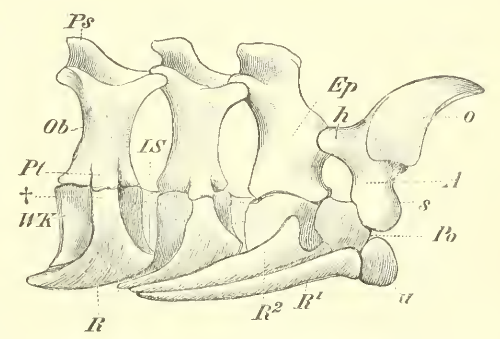


Fig. 38. Vorderer Abschnitt der Wirbelsäule eines jungen Krokodils. *WK* Wirbelkörper, *Ob* obere Bogen, *Ps* Processus spinosi, *IS* Intervertebralscheiben, *Pt* Processus transversi, von der Bogenwurzel entspringend und bei † mit den Rippen (R, R^1, R^2) articulirend, *A* Atlas, *u* sein unteres Schlussstück, *s* seine Bogentheile, *o* der sogenannte Proatlas, d. h. letzter Rest eines einst zwischen Atlas und Hinterhaupt existirenden Wirbels, wie er auch noch bei Rhynchocephalen und Chamäleoniden angedeutet ist, *Ep* Epistropheus, bei *h* mit den Seitentheilen des Atlas articulirend, *Po* Processus odontoides.

Bei der verschiedenen Wirbelzahl verschiedener Regionen gilt als durchgehendes, für die ganze Wirbelthierreihe anwendbares Gesetz, dass sich die Regionen stets auf Kosten benachbarter vergrössern; so besitzen z. B. die Lacertilier viel weniger Halswirbel und desto mehr Brustwirbel, während bei andern, namentlich bei ausgestorbenen Formen (z. B. bei Plesiosaurus), die Halswirbelsäule wieder an Länge prävalirt und andererseits der Thorax und der zugehörige Wirbelsäulenabschnitt sich verkürzt.

Bei den Reptilien der Vorzeit, die sowohl nach Grösse als nach Reichthum der Arten die heutigen Vertreter der Gruppe weit übertrafen, bestand das Kreuzbein nicht selten aus mehr als zwei, nämlich aus 4—5 Wirbeln.

Von den monströsen Verhältnissen dieser alten Reptiliengeschlechter kann man sich durch folgende Thatsachen eine Vorstellung machen:

Der zu den Dinosauriern gehörige Atlantosaurus immanis Nord-Amerikas erreichte eine Länge von circa 80 Fuss und besass einen

Oberschenkel, der über 8 Fuss lang und oben 25 Zoll breit war. Der Querdurchmesser der einzelnen Wirbel betrug 16 Zoll, ja der in denselben Schichten vorkommende Apatosaurus laticollis besass Halswirbel, die eine Breite von $3\frac{1}{2}$ Fuss erreichten.

Sehr merkwürdig geformt waren die Wirbel des einst die warmen Jurameere bewohnenden Ichthyosaurus und Eosaurus, beides Formen, die Anknüpfungspunkte darbieten an die heutigen Amphibien und Saurier, wie vor Allem an die Derotremen. Wirbelkörper und -bogen waren abgeplattete, hohe, tief biconcave Scheiben, ähnlich wie bei Fischen; die rudimentären Querfortsätze zeigen sich jederseits durch zwei seitliche Protuberanzen repräsentirt. Die oberen Bogen waren dorsalwärts, ähnlich wie bei Dipnoërn und Ganoiden, nicht, oder doch nur durch Knorpel oder Bindegewebe geschlossen. Die ganze Wirbelsäule zerfällt, da ein Sacrum fehlt, nur in zwei Abschnitte, einen präcaudalen und einen caudalen; letzterer war mit unteren Bogen versehen.

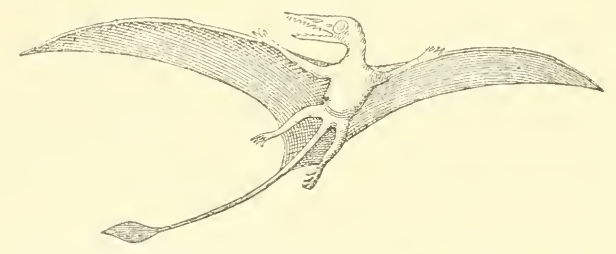


Fig. 39. Ramphorhynchus phyllurus, Marsh. Restaur. von Prof. O. C. Marsh.

Während sich demnach die Wirbel des Ichthyosaurus wesentlich durch negative Charaktere auszeichnen, sind diejenigen des Plesiosaurus, Pliosaurus, Nothosaurus, Simosaurus etc. mit allen, den heute lebenden Reptilien zukommenden, Fortsätzen ausgestattet, doch herrscht auch bei ihnen der biconcave Charakter vor. Körper und Bogen sind wie bei Dinosauriern meist getrennt, Sacralwirbel sind stets vorhanden. Atlas und Epistropheus waren häufig verwachsen, was auch für Plesiosaurus und Pterodactylus gilt. Die Halswirbel des letzteren waren lang gestreckt und nach Vogelart geformt; der Schwanz war rudimentär. Fig. 40.

Von besonderem Interesse ist der aus Eichstädt im fränk. Jura stammende Rhamphorhynchus phyllurus, Marsh. Dieser besass am Ende seiner langen, aus sehr schlanken und dünnen Gliedstücken bestehenden Schwanzwirbelsäule eine Art von häutigem Steuerruder. (Fig. 39.) Ferner war er mit enormen Flügeln ausgerüstet, die, ähnlich wie bei Fledermäusen, aus einer zarten, häutigen Membran bestanden. Die Spuren derselben sind im Gestein auf's deutlichste erhalten, und mit einer ähnlichen Flughaut ausgerüstet hat man sich auch den Pterodactylus (Fig. 40) vorzustellen.

Die Kenntniss der untergegangenen Reptiliengeschlechter ist deswegen vom allerhöchsten Interesse, weil wir in manchen Gruppen wichtige Anknüpfungspunkte an die Vögel erblicken dürfen.

Dass letztere von reptilartigen Vorfahren abstammen, kann keinem Zweifel mehr unterliegen, allein ihre Entwicklungsbahnen durch die geologischen Perioden hindurch im Einzelnen zu ver-



Fig. 40. Pterodactylus, nach GOLDFUSS. (Des Handskelet ist corrigirt.)

folgen, ist bis jetzt nicht möglich; dazu reicht das zu Tage geförderte paläontologische Material noch nicht aus.

An der Spitze aller der dahin gehörigen Reste aus einer uralten Zeit steht der früher schon erwähnte, aus dem Solenhofener Jura stammende, Archaeopteryx lithographicus. Hier liegt uns ein Thier vor, welches die specifischen Merkmale eines Reptils mit denjenigen eines Vogels vereinigt. Vom grössten Interesse dabei ist die, wie bei einer Eidechse gebaute, aus zahlreichen Stücken bestehende Schwanzwirbelsäule. Was das Thier aber wieder als Vogel erscheinen lässt, das ist ein ächtes Federkleid, und wie die Federn in biserialer Anordnung auch am Schwanze sitzen, lehrt ein Blick auf die Figur 41.

Vögel.

Nicht nur in phylogenetischer, sondern auch in ontogenetischer Beziehung stimmt die Vogelwirbelsäule mit derjenigen der Reptilien überein. Hier wie dort geht die Chorda dorsalis später gänzlich verloren und überall prägt sich eine starke Verknöcherung aus. Ein biconcaver Wirbelcharakter, wie er noch bei Archaeopteryx und dem aus der Kreide Amerikas stammenden Ichthyornis vorliegt, kommt bei erwachsenen recenten Vögeln nirgends mehr zur Beobachtung, wohl aber finden sich in der Ontogenese noch Andeutungen davon. Erst in späteren Embryonalstadien bahnt sich das umgekehrte Verhalten an, wie ich dies bei den Reptilien auseinandergesetzt habe.

Wie bei letzteren, so unterscheidet man auch hier einen Hals-, Brust-, Lenden-, Kreuzbein- und Schwanztheil. Wirbelkörper und -bogen sind stets aus einem Guss und nirgends mehr in

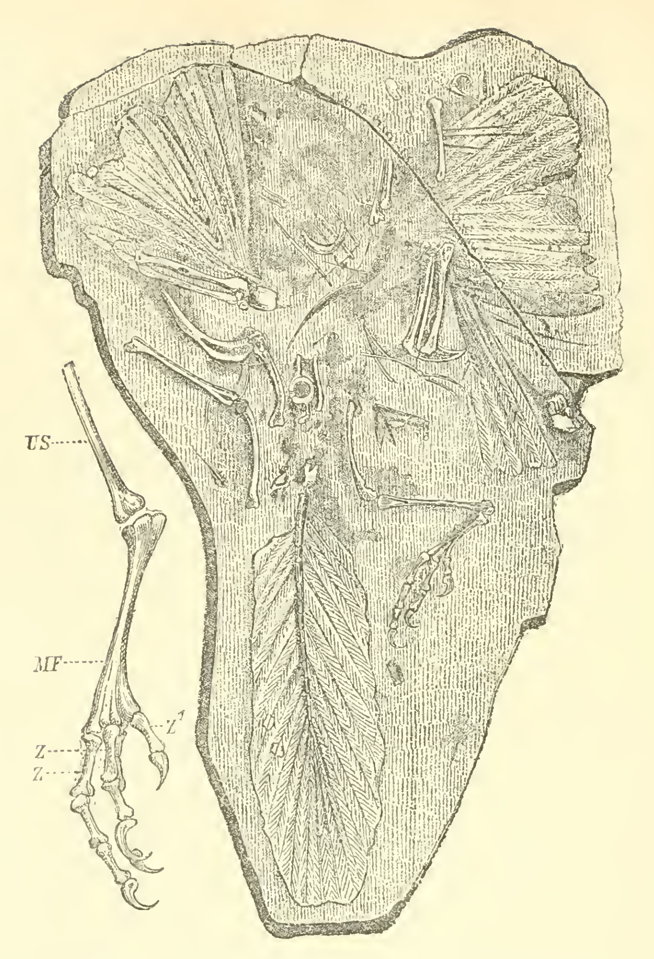


Fig. 41. Archaeopteryx lithographicus. Nach OWEN. Britisch. Museum. Linkerseits ist ein Theil der hinteren Extremität isolirt und in grösserem Formate dargestellt. *US* Unterschenkel, *MF* Mittelfuss, *ZZ*¹ Zehen.

der Art getrennt, wie dies bei gewissen Reptilien der Fall ist. Dies gilt auch namentlich für den Atlas, in welchem sogar häufig das den Zahnfortsatz des Epistropheus fixirende Querband verknöchern kann, so dass jener in einer Art von knöchernem Becher rotirt.

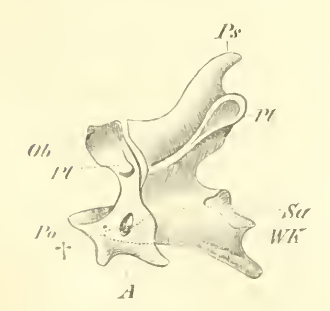


Fig. 42. Atlas und Epistropheus von Picus viridis. *Ob* Oberer Atlasbogen, *A* unterer Atlasbogen, † Articulationsstelle des letzteren mit dem Hinterhaupt, *Po* Processus odontoides, *Wk* Körper des Epistropheus, *Sa* sattelförmige Gelenkfläche an der hinteren Circumferenz desselben, *Pt*, *Pt* Processus transversi, *Ps* Processus spinosus des Epistropheus.

An der oft sehr langen und schlanken Halswirbelsäule, welche einer ausserordentlichen Beweglichkeit fähig ist, stehen die Wirbelkörper durch Sattelgelenke mit einander in Verbindung. Ihre Querfortsätze, wovon die obere Spange am Bogen, die untere vom Körper entspringt, sind durchbohrt und dem entsprechend sind auch die proximalen Rippenenden gabelig getheilt. (Vergl. hiermit die Wirbelsäule der Crocodilier, Fig. 38.)

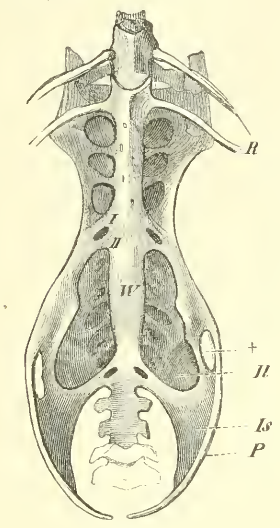


Fig. 43.

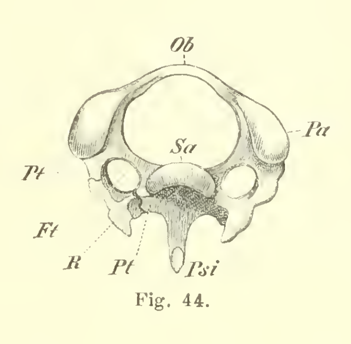


Fig. 44.

Fig. 43. Becken von Strix bubo. Ventral-Ansicht. *W* Gegend der primären Sacralwirbel, zwischen *R* und *II*, sowie nach hinten von *W* liegen die secundären Sacralwirbel. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum, † Lücke zwischen Os ilei und Os pubis. *R* Letztes Rippenpaar.

Fig. 44. Dritter Halswirbel von Picus viridis von vorne. *Sa* Gelenkfläche des Wirbelkörpers, *Ob* obere Bogen, *Pa* Processus articul., *Pt*, *Pt* die beiden Spangen des Processus transversus, welche auf der einen Seite mit der Halsrippe *R* synostotisch zusammengeflossen sind, *Ft* Foramen transversarium, *Psi* dornartiger Fortsatz an der Unterfläche des Wirbels.

In der Rumpfgegend sind die Wirbel unter einander zu einer nur wenig beweglichen, ja oft geradezu starren Masse verbunden und die zwischen ihnen liegenden faserknorpeligen, in ihrem Centrum durchbohrten Bandscheiben dienen sozusagen als Kittsubstanz.

Was den Sacraltheil anbelangt, so fanden wir ihn bei den recenten Reptilien durch zwei Wirbel dargestellt, während wir bei fossilen Formen die Zahl bis auf fünf oder gar sechs steigen sahen.

Im Hinblick darauf ist es interessant, dass auch bei Vogelembryonen anfangs nur zwei Sacralwirbel mit dem Darmbein in Verbindung treten, während in der weitern Entwicklung immer mehr Wirbel, und zwar lumbale, thoracale und caudale ins Sacrum einbezogen werden und mit einander verschmelzen (Gegenbaur). Während man jene beiden ersten als primäre oder ächte Sacralwirbel betrachten kann (Fig. 43 *W*), sind letztere als secundäre Erwerbungen aufzufassen. Die Gesammtzahl der Sacralwirbel kann bis auf 23 steigen.

Die Querfortsätze der beiden ächten Sacralwirbel ossificiren für sich, also nicht vom Wirbelbogen aus. Somit sind sie morphologisch als Rippen

zu betrachten, so dass auch hier, so gut wie bei Amphibien und Reptilien, das Becken eigentlich von Rippen getragen wird. Allerdings sind die eigentlichen Querfortsätze, womit sich die Rippen verbinden, auch daran betheiligt.

Der Caudaltheil zeigt bei den heutigen Vögeln stets einen mehr oder weniger rudimentären Charakter, ja die letzten Wirbel fliessen zu einer sagittal stehenden und manchmal auch seitlich sich ausbreitenden Platte zusammen. Sie ist aus sechs bis zehn Wirbeln zusammengeflossen zu denken, ist nach hinten zugespitzt und trägt die Steuerfedern; bis auf minimale Spuren der Quer- und Dornfortsätze sind alle Wirbelcharaktere verwischt (Pygostyl). Eine Ausnahme von dieser Regel machen nur gewisse Ratiten, indem bei ihnen die einzelnen Wirbel bis zur Schwanzspitze hinaus abgegliedert bleiben. Dass dieses Verhalten als das ursprünglichere gelten muss, wird, abgesehen von der Entwicklungsgeschichte, auch durch den Archaeopteryx lithographicus bewiesen (Fig. 15, 41). Dahin gehört auch die Thatsache, dass der Schwanz mancher Vögel, z. B. des Wellenpapageis, in embryonaler Zeit in viel grösserer Länge angelegt wird, als er später zur Ausbildung gelangt (M. Braun), und ähnlichen Verhältnissen werden wir bei Säugethier-Embryonen wieder begegnen [1]).

Säuger.

Directe Anknüpfungspunkte an Reptilien und Vögel existiren nicht. Die Chorda erhält sich intervertebral länger als intravertebral, geht aber mit dem Abschluss der Entwicklung gänzlich zu Grunde.

An ihrer Stelle liegt dann zeitlebens eine gallertige, pulpöse Masse im Centrum der faserknorpeligen Scheiben, welche sich zwischen den Wirbelkörpern entwickeln. Die gesammte Wirbelsäule ist knorpelig präformirt und die Bogen entwickeln sich in Continuität mit den Körpern, erhalten aber, wie auch die verschiedenen Fortsätze, besondere, nach vollendetem Wachsthum miteinander verschmelzende Ossificationspunkte. Nirgends kommt es zur Differenzirung von eigentlichen Gelenken zwischen den einzelnen Wirbelkörpern, wohl aber existiren, so gut wie bei Amphibien, Reptilien und Vögeln, wohl ausgebildete, von den Wirbelbogen entspringende Processus articulares. Der grössten Beweglichkeit erfreut sich in der Regel die Halswirbelsäule, wo die Wirbelkörper so stark gehöhlt sein können, dass es zur Ausprägung eines opisthocölen Charakters kommt. Andrerseits beobachtet man aber auch gerade wieder an der Pars cervicalis die ausgedehntesten Verwachsungen der Wirbel untereinander (Cetaceen u. a.).

Der Atlas und Epistropheus unterscheiden sich principiell nicht von den gleichnamigen Theilen der Vögel, wohl aber erscheint die Differenzirung der Wirbelsäule in die einzelnen Regionen durch formelle Verschiedenheiten der zugehörigen Wirbel viel schärfer durchgeführt, als bei allen übrigen Wirbelthierklassen.

1) Rechnet man auf das Pygostyl heutiger Vögel circa 6, auf den Beckenantheil 7—8, auf den freien, abgegliedert bleibenden Schwanztheil etwa 5 Wirbel, so resultirt auch hier in embryonaler Zeit noch die stattliche Zahl von 18—19 freien Schwanzwirbeln. Erst der Assimilationsprocess seitens des Beckens, sowie die Bildung des Pygostyls, erzeugt dann jene grosse Kluft zwischen der Schwanzwirbelsäule des Archaeopteryx einer- und derjenigen der heutigen Vögel andrerseits.

Bei langhalsigen Ungulaten (Pferd, Kamel etc.) erreichen die Dornfortsätze der vorderen Rumpfwirbel eine sehr starke Entwicklung, und Hand in Hand damit tritt ein kräftiges Nackenband als Träger des schweren Kopfes auf. Letzteres gilt auch für geweihtragende Thiere.

Die Querfortsätze entspringen stets nur einwurzelig von der Wurzel des Wirbelbogens und auf der Ventralseite ihres distalen Endes sind sie zur Anlagerung des Rippenhöckers (Tuberculum costae) von Knorpel überzogen. An der Halswirbelsäule sind sie ähnlich wie bei Vögeln mit rudimentären Rippen zusammengeflossen und dazwischen existiren Foramina transversaria. In dem so gebildeten Canalis vertebralis verläuft wie bei Crocodiliern und Vögeln die Arteria und Vena vertebralis.

Im Gebiet der Lumbal- und Sacralwirbelsäule, wo die Querfortsätze vom Wirbelkörper entspringen, sind in diesen zugleich Rippenelemente enthalten, weshalb man dafür besser den Namen Seitenfortsätze gebrauchen würde (Rosenberg).

Es wird uns dies bei Besprechung der Rippen noch einmal beschäftigen und für jetzt möchte ich nur betonen, dass bei den Säugern so gut wie bei Amphibien. Reptilien und Vögeln das Becken von Rippen resp. solchen plus Querfortsätzen getragen wird. Wie bei Reptilien und Vögeln, so sind auch bei Säugern zwei primäre Sacralwirbel vorhanden, zu denen dann in der Regel (bei Beutelthieren allein bleibt es bei der Zweizahl) noch einige Caudalwirbel secundär hinzutreten. Anfangs wie die übrigen Wirbel von einander getrennt, fliessen sie später synostotisch zusammen, ohne dass jedoch die früheren Trennungsspuren ganz verloren gehen würden. Sie sind sowohl durch die Foramina sacralia, als durch quere, intervertebral gelagerte Knochenleisten angedeutet. Die Fortsatzbildungen sind am Sacraltheil mehr oder weniger verwischt, jedoch unter Vergleichung mit der anstossenden Lendenwirbelsäule immer leicht nachweisbar. Der erste Sacralwirbel erscheint bei Anthropoiden und vor Allem beim Menschen vom Lendentheil wie abgeknickt, ein Verhalten, das beim Embryo und auch noch im ersten Kindesalter nur schwach ausgeprägt ist, später aber durch den aufrechten Gang resp. Muskelzug und Druckverhältnisse sich immer mehr herausbildet. Die Folge davon ist, dass das unterste Ende der Lendenwirbelsäule ins Beckenlumen immer tiefer hereintritt und so das bildet, was man mit Promontorium bezeichnet. Auf der Dorsalseite des Kreuzbeins öffnet sich der Wirbelcanal (Hiatus sacralis), die Oeffnung ist aber durch fibröses Gewebe und die äussere Haut verschlossen.

Die Schwanzwirbelsäule, an welcher sich mit Ausnahme der Sirenen, Cetaceen, Kängurubs und gewisser langschwänziger Affen, nie mehr untere Bogen entwickeln, zeigt in ihrer Ausdehnung grosse Extreme. Am meisten reducirt ist sie bei Primaten, wie z. B. beim Menschen, wo sich in maximo 5—6, ja bei Affen mitunter eine noch geringere Zahl, das **Os coccygis** darstellende, Wirbel entwickeln. Der ganze Complex stellt einen kurzen, stummelartigen Anhang dar, der, was speciell die menschlichen Verhältnisse anbelangt, beim Mann häufiger als beim Weib mit dem Sacralende synostotisch verschmelzen kann. Die einzelnen Wirbel sind, namentlich gegen das hintere Ende zu, äusserst rudimentär und stellen hier, aller Fortsätze entbehrend, nur noch Wirbelkörper dar.

In der fünften Woche seiner Entwickelung besitzt der menschliche Embryo die Anlage von 38 Caudalwirbeln, wovon allerdings die beiden letzten nicht mehr deutlich differenzirt erscheinen und kein Knorpelstadium mehr erreichen. Später tritt durch Zusammenfluss eine Reduction ein, bis das oben erwähnte definitive Verhalten erreicht ist.

Es erhellt daraus zur Genüge, dass der Mensch früher ein längeres Axenskelet besessen haben muss, und damit stimmt auch das Verhalten des embryonalen Rückenmarkes überein.

Literatur.

L. Agassiz. *Rech. sur les poissons fossiles. Neuchâtel* 1833—43.

O. Cartier. *Beitr. zur Entw.-Geschichte der Wirbelsäule. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. Suppl.* 1875.

E. D. Cope. *Extinct Batrachia from the Perm. Form. of Texas. Pal. Bullet. Nro.* 29. *Proceed. American philos. Soc.* 1878, 1880, 1886. *American Naturalist* 1880—1886.

J. Cornet. *Note sur le prétendu Pro-Atlas des Mammifères et de Hatteria punctata. Bull. de l'Acad. royale de Belgique.* 3me *série. t. XV.* 1888.

H. Fol. *Sur la queue de l'embryon humain. Comptes rendus.* 1885.

A. Froriep. *Zur Entw.-Geschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1886 (*handelt auch von der Vogelwirbelsäule*).

W. Dames. *Ueber Archaeopteryx. Paläont. Abhandl., herausgegeben von W. Dames und E. Kayser. Bd. II. Heft* 3. *Berlin* 1884.

C. Gegenbaur. *Beitr. zur Kenntniss des Beckens der Vögel etc. Jenaische Zeitschr. Bd. VI.*

C. Gegenbaur. *Unters. z. vergl. Anatomie der Wirbelsäule der Amphibien und Reptilien. Leipzig* 1862.

L. Gerlach. *Ein Fall von Schwanzbildung bei einem menschlichen Embryo. Morphol. Jahrb. Bd. VI.*

A. Götte. *Beitr. zur vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XV.* 1878.

A. Günther. *Description of Ceratodus Forsteri. Philos. Transact. of the Royal Society. London* 1871.

C. Hasse. *Das natürl. System der Elasmobranchier etc. Jena* 1879—82.

C. K. Hoffmann. *Beitr. z. vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. IV.*

B. Lvoff. *Vergl. anat. Studien über die Chorda und die Chordascheide. Bull. Soc. imp. d. Naturalistes de Moscou.* 1887.

O. C. Marsh. *Odontornithes, a Monograph on the extinct toothed birds of North-America. Washington* 1880.

C. Rosenberg. *Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. I.* 1876.

R. Wiedersheim. *Salamandrina perspicillata. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua* 1875. (*Annali del Museo civico. Vol. VII.*)

Derselbe. Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

Derselbe. Das Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Morphol. Studien. Heft I. Jena 1880.

---

2. Rippen (Costae).

Die Rippen stellen zwar Anhangsgebilde der Wirbelsäule dar, sind aber im Allgemeinen nicht als Sprossen oder Auswüchse derselben aufzufassen, sondern entwickeln sich selbständig in der skeletogenen Schicht, d. h. in dem Gewebe der Somiten. Ihre Verbindung mit der Wirbelsäule erfolgt erst secundär (C. Hasse, E. Fick). In engstem Connex zu den Myocommata stehend, sind sie wie diese metamer und zwar intervertebral angeordnet und durchlaufen ontogenetisch und phylogenetisch ein häutiges, knorpeliges und knöchernes Stadium. Der Ossificationsprocess ist stets ein selbständiger, was

allein genügt, um sie genetisch von der Wirbelsäule zu trennen. Ihre Ausbildung, Beweglichkeit und Zahl ist in den verschiedenen Thierkreisen eine sehr verschiedene; so stellen sie entweder nur kurze, zapfenartige, fast ganz horizontal gerichtete Anhänge der Wirbelsäule dar, oder sie wachsen länger aus und umschliessen, erst bauchwärts zum Abschluss gelangend, nach Art von Fassreifen, die ganze Leibeshöhle.

Die Rippen können sich über die ganze Länge der Wirbelsäule hin erstrecken, und wir haben dieses Verhalten, wie früher schon erwähnt, den höheren und höchsten Typen gegenüber, wo eine mehr oder weniger starke Reduction derselben eintritt, als das primitivere zu bezeichnen.

Fische und Dipnoër.

Bei Amphioxus, den Cyclostomen, Chimären und manchen Rochen kann man noch nicht von Rippen sprechen, an ihrer Stelle fungirt ein von der skeletogenen Schicht auswachsender fibröser Faserzug, welcher, basalwärts von der Chorda entstehend, sich zwischen die dorsale und ventrale Schicht des grossen Seitenrumpfmuskels hinein erstreckt. Bei allen übrigen Fischen sitzen die Rippen theils knorpelig, theils verknöchert den Basalstümpfen auf, entspringen also lateral und ventral von den zugehörigen Wirbelkörpern. Ich hebe dies ausdrücklich hervor, weil die Fische dadurch in schroffem Gegensatz zu den höheren Vertebraten stehen. Bei den Dipnoërn, wo eigentliche Basalstümpfe fehlen, liegen die proximalen Rippenenden direct am ventralen Umfang der Chordascheide.

Bei der Beschreibung der unteren Bogen wurde erwähnt, dass dieselben im Caudaltheil der Ganoiden gegen den Rumpf zu allmählich nicht mehr zusammenschliessen, sondern zapfenartige Anhänge darstellen, die sich weiterhin zu Rippen abgliedern können. Ich möchte daran jetzt wieder erinnern, da die Rippen der Ganoiden und wahrscheinlich auch der Dipnoër, indem sie auf die genannte Weise sich bilden, einen ganz anderen Entwicklungsplan besitzen, als er für die übrigen Wirbelthiere gilt. Sie sind, mit anderen Worten, Differenzirungen unterer Bogen.

Da bei Selachiern und Teleostiern die unteren Bogen selbst Rippen tragen können, so fallen letztere unter einen andern morphologischen Gesichtspunkt als diejenigen der Ganoiden, und gerade so verhält es sich mit den Rippen aller höheren Vertebraten. Ueberall muss man im Auge behalten, dass die im Caudaltheil auftretenden unteren Bogen (Hämapophysen) eine Bildung eigener Art sind, welche mit Rippen genetisch nichts zu schaffen hat, also nicht aus einer Concrescenz derselben hervorgegangen sein kann. Ebensowenig darf man die unteren Bogen der Amphibien, Reptilien etc. für umgewandelte Querfortsätze halten, denn diese existiren, wie ich schon im Jahre 1875 gezeigt habe, im Caudalabschnitt ebenso gut neben den unteren Bogen fort, als die Rippen (vergl. die Wirbelsäule der Urodelen). Die Rippen der Fische zeigen insofern ein sehr primitives Verhalten, als sie sich in der Regel über die ganze Länge der Wirbelsäule hin erstrecken. Rippenlose Fische, zu welchen die Lophobranchier und Spatularia gehören, sind selten; dagegen giebt es viele, welche nur rudimentäre Rippen besitzen (viele Knochenfische, Haie).

Wieder bei andern, wie z. B. bei zahlreichen Knochenfischen und Ganoiden, zeigen sich die Rippen stattlich entwickelt und um-

greifen die Körperhöhle fassreifenartig, ohne jedoch in der ventralen Mittellinie zusammenzuschliessen, und letzteres ist ein für die ganze Fischreihe giltiges Gesetz.

Von den bei gewissen Teleostiern bestehenden Beziehungen der vordersten Rippen zum Gehörorgan wird später die Rede sein.

Amphibien.

Hier begegnen wir bedeutenden Rückbildungen; einmal sind die Rippen in der Regel auf den Rumpf beschränkt, oder greifen sie (bei gewissen Urodelen) höchstens noch auf die ersten Schwanzwirbel über, und ferner sind sie, zumal bei den ungeschwänzten Batrachiern, so ausserordentlich kurz, dass von einem Umgreifen der Körperhöhle keine Rede mehr sein kann. Bei vielen Anuren sind überhaupt keine deutlich abgegliederten Rippen mehr vorhanden, sondern sie sind mit den breiten Querfortsätzen zusammengeflossen (Fig. 45 *R*).

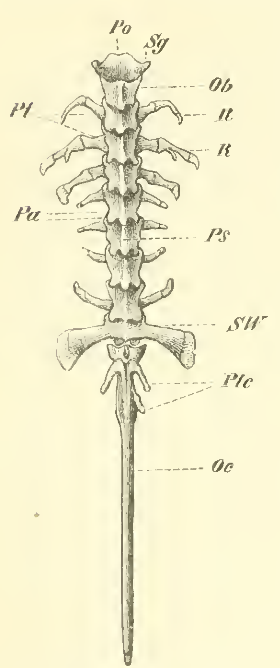


Fig. 45. Wirbelsäule von Discoglossus pictus. *Pa* Processus articulares, *Ps* Processus spinosi, *Pt* Processus transversi der Rumpfwirbelsäule, *Pte* Processus transversi der Caudalwirbelsäule (Os coccygis, *Oc*) *SW* Sacralwirbel, *Ob* oberer Bogen des ersten Wirbels, *Sg* seine seitlichen Gelenkflächen, *Po* sein vorderer Fortsatz, *R* Rippen.

Die Rippen der Urodelen sind an ihrem proximalen Ende gegabelt und articuliren so mit den früher schon erwähnten, gespaltenen Querfortsätzen am Wirbelbogen einer- und am Wirbelkörper andrerseits. Nur die an letzterem eingelenkte Spange entspricht ihrer Lage nach den Basalstümpfen der Ganoiden, die andere (dorsale) ist als eine neue Erwerbung zu betrachten. In ganz gleichem Sinn sind die gespaltenen Rippenenden der Reptilien und Vögel, sowie die doppelten Contactflächen der Säugethierrippen an der Wirbelsäule aufzufassen.

Abgesehen vom ersten Wirbel, sind in der Regel alle übrigen Rumpfwirbel der Urodelen mit Rippen versehen, und nur in sehr seltenen Fällen (Spelerpes) existiren einige rippenlose (Lenden-) Wirbel (Wiedersheim).

Reptilien.

Hier begegnen wir durchweg sehr stattlich entwickelten Rippen, und stets fliesst eine grössere oder geringere Anzahl derselben bauchwärts zu einem sogenannten Brustbein zusammen. Die hieran betheiligten Rippen werden als „wahre“ den „falschen“ gegenübergestellt.

Die geringste Differenzirung zeigen die Rippen der Schlangen, indem sie sich hier, ohne ein Brustbein zu bilden, in ziemlich gleichmässiger Form und Grösse vom dritten Halswirbel an den ganzen Rumpf entlang bis zum After erstrecken. Bei Lacertiliern, wo man ein dorsales knöchernes, ungegabeltes und ein ventrales knor-

peliges Stück unterscheiden kann, erreichen sie zu dreien oder vieren das Brustbein.

Bei den Cheloniern verwachsen die Halsrippen mit den Wirbeln mehr oder weniger vollständig, im Rumpftheil dagegen kommt es zu einer Verlöthung der Rippen mit den sogenannten Costalplatten des Rückenschildes. Ihr proximales, ungegabeltes Ende entspringt zwischen je zwei Wirbeln am Zusammenstoss des Corpus und Arcus vertebrae.

Fig. 46. Vorderer Abschnitt der Wirbelsäule eines jungen Krokodils. *WK* Wirbelkörper, *Ob* obere Bogen, *Ps* Processus spinosi, *IS* Intervertebralscheiben, *Pt* Processus transversi, von der Bogenwurzel entspringend und bei † mit den Rippen (*R*, R^1, R^2) articulirend, *A* Atlas, *u* sein unteres Schlussstück, *s* seine Bogentheile, *o* der sogenannte Proatlas, d. h. letzter Rest eines einst zwischen Atlas und Hinterhaupt existirenden Wirbels, wie er auch noch bei Rhynchocephalen und Chamäleoniden angedeutet ist, *Ep* Epistropheus, bei *h* mit den Seitentheilen des Atlas articulirend, *Po* Processus odontoides.

Die proximalen Enden der Crocodilier-Rippen sind in der Halsgegend den doppelten Querfortsätzen entsprechend gegabelt, wodurch ein Canal gebildet wird. Weiter nach hinten zu nehmen die Rippen an Länge zu und gliedern sich in zwei bis drei gelenkig verbundene Abschnitte. Dabei löst sich allmählich die Rippe vom Wirbelkörper los, und der immer stärker auswachsende Querfortsatz wird nun zum alleinigen Rippenträger.

Beim Crocodil erreichen neun Rippen das Sternum, beim Alligator acht. Am siebenzehnten Wirbel hängt die letzte abgegliederte Rippe, vom achtzehnten an tragen die Processus transversi nur kurze, knorpelige Apophysen. Ausser den eigentlichen Rippen existiren, wie oben schon erwähnt, bei Crocodiliern (auch Hatteria gehört hieher) noch sog. **Bauchrippen**, und zwar acht Paare. Sie sind nicht knorpelig präformirt, sondern nur als verknöcherte Inscriptiones tendineae, somit nur als secundäre Gebilde zu betrachten. Die Bezeichnung „Bauchrippen" ist also eine höchst unpassende. Sie entbehren einer vertebralen Verbindung, stossen dagegen ventralwärts in der Medianlinie zusammen. (Vergl. das Dipnoërbecken.)

Vögel.

Eine viel ausgesprochenere, offenbar mit dem Athmungsgeschäft in Verbindung stehende Gliederung in einen vertebralen und sternalen Abschnitt zeigen die Vogelrippen, an welchen sich ausserdem noch sogen. Hackenfortsätze (Processus uncinati) entwickeln. Diese greifen dachziegelartig auf die nächsthinteren über und bringen dadurch ein sehr festes Gefüge zu Stande. Die Festigkeit steigert sich noch durch die oben schon erwähnte (oft synostotische) Vereinigung der Dorsalwirbel. In den Processus uncinati, wie auch in manchen andern Punkten, liegen verwandtschaftliche Beziehungen zu den Reptilien, wie z. B. zu Hatteria und den Crocodiliern. Die das Sternum erreichende Zahl der Rippen schwankt zwischen zwei und neun.

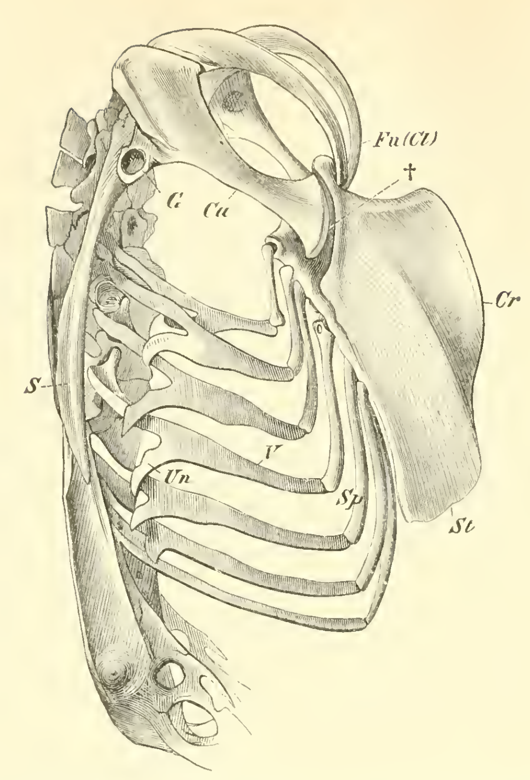


Fig. 47. Rumpfskelet eines Falken. *S* Scapula, *G* Gelenkfläche derselben für den Humerus, *Ca* Coracoid, welches mit dem Sternum (*St*) bei † gelenkig verbunden ist, *Fu* (*Cl*) Furcula (Clavicula), *Cr* Crista sterni, *V* vertebraler-, *Sp* sternaler Abschnitt der Rippen, *Un* Processus uncinati.

Dass es in der Halsgegend zwischen Rippen und Querfortsätzen bei Vertretern aller Amnioten zu knöchernen Verbindungen kommen kann, wurde schon oben erwähnt und ich will hier nur noch auf die Synostosen zwischen den Rippen der Schildkröten und den Platten ihres Hautskeletes aufmerksam machen.

Säugethiere.

Bei Säugethieren verwachsen die Halsrippen vollständig mit den Wirbeln unter Bildung eines Foramen transversarium; die letzte kann frei und gelenkig mit dem zugehörigen Wirbel verbunden sein. Die Zahl der mit knorpeligen oder seltener mit knöchernen Endstücken das Sternum erreichenden Rippen ist eine sehr schwankende. Das Sternum kann von den Rippen direct (Costae verae) oder indirect (Costae spuriae) unter Bildung eines sog. Rippenbogens erreicht werden. Kommt es nicht mehr zu letzterer Bildung, und stecken die betreffenden Rippen einfach in den fleischigen Bauchdecken, so spricht man von Costae fluctuantes. Bei Cetaceen sind die letzten Rippen ohne jegliche Verbindung mit der Wirbelsäule.

Die Costae verae und spuriae besitzen stets ein Capitulum, ein Collum, ein Tuberculum und ein Corpus (vergl. Fig. 48).

Das Capitulum articulirt in der Gegend der Intervertebralscheiben mit je zwei Wirbelkörpern, oder kommt es auch nur zur Verbindung mit einem Wirbelkörper. Die Tubercula articuliren mit der überknorpelten Ventralfläche der Querfortsätze, die ihnen gewissermassen als Strebepfeiler dienen. Auf die Homologie des Capitulum und Tuberculum einer- sowie der am proximalen Rippenende auftretenden Gabel niederer Vertebraten andrerseits habe ich schon bei der Anatomie der Wirbelsäule aufmerksam gemacht. Bei den fluctuirenden Rippen sind alle diese Verhältnisse mehr oder weniger verwischt; dabei sind sie viel kürzer und besitzen einen durchaus rudimentären Charakter.

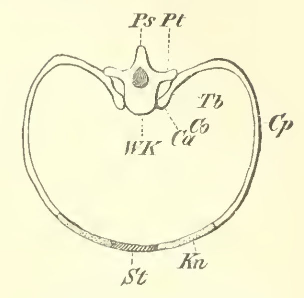


Fig. 48. Rippen-Ring des Menschen. *WK* Wirbelkörper, *Pt*, *Ps* Processus transversus und spinosus vertebrae, *Cp* Corpus-, *Ca* Capitulum-, *Co* Collum-, *T* Tuberculum costae, *Kn* Rippenknorpel, *St* Sternum.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass sich auch im Bereich der Lenden- und Kreuzbeinwirbel der Säugethiere Rippen anlegen, die aber später mit der vorderen Circumferenz der Seitenfortsätze verwachsen (Rosenberg). Dies ist speciell für den Menschen nachgewiesen, und dass derselbe vor nicht allzu langer Zeit noch ausgebildete Lendenrippen besessen haben muss, beweist das nicht seltene Vorkommen einer dreizehnten Rippe. Andererseits können wir aus dem rudimentären Charakter und den individuell schwankenden Grössenverhältnissen der elften und zwölften Rippe entnehmen, dass auch diese Rippen einem allmählichen Schwund entgegengehen. Damit stimmt auch die durch die Entwicklungsgeschichte erhärtete Thatsache, dass sich früher mehr als sieben Rippenpaare beim Menschen mit dem Sternum verbunden haben (Ruge). Bei Chiropteren ist die Zahl der wahren Rippen noch geringer, sie beläuft sich auf sechs.

Es findet also eine successive Verkürzung der Brustwirbelsäule zu Gunsten einer stets sich verlängernden Lendenwirbelsäule statt, so dass wir für die ganze Wirbelthierreihe den Satz aufstellen können: Die Verringerung der Rippenzahl steht in correlativem Verhältniss zu einer höheren Entwicklungsstufe des Wirbelthierkörpers im Allgemeinen.

3. Sternum.

Bei **Fischen** nirgends vorhanden, tritt uns das Sternum (Brustbein) zum erstenmal bei **Amphibien** entgegen, und zwar in der Form eines kleinen, in der Medianlinie der Brust gelegenen, mannigfach gestalteten Knorpelplättchens, welches von zwei, in die Inscriptiones tendineae der Brustgegend eingesprengten Knorpelspangen seine Entstehung nimmt und mit welchem die Coracoid- resp. die Epicoracoidplatten des Schultergürtels in lockere oder festere Verbindung treten. Letzteres gilt z. B. für Rana, während bei der Unke noch eine lockerere Anheftung an den Schultergürtel besteht (vergl. Fig. 49 und 51).

Die Phylogenese des Sternums der Amphibien ist noch gänzlich unbekannt und es ist nicht sicher erwiesen, ob es mit dem gleichnamigen Skeletstück der **Amnioten** in directe Parallele gestellt werden darf. Auch bezüglich eines zweiten, ähnlich gestalteten Skeletstückes, welches sich bei Rana vom Schultergürtel aus in der ventralen Mittellinie kopfwärts erstreckt, gehen die Ansichten auseinander. Mit einem Episternum hat es jedenfalls nichts gemein und so mag es vorderhand nach dem Vorgang von W. K. Parker als Omosternum bezeichnet werden (Fig. 50, *Om*). (Vergl. das Becken der Dipnoër.)

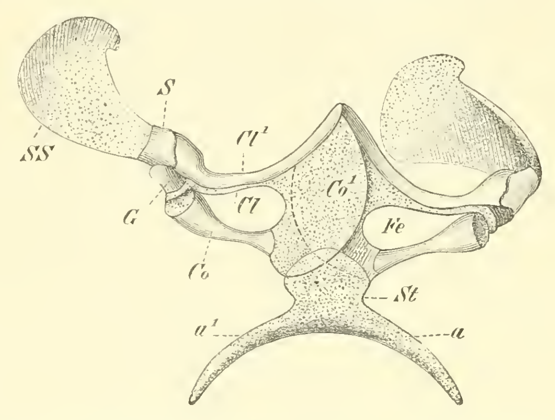


Fig. 49. Schultergürtel und Sternum von Bombinator igneus. *St* Sternum mit seinen beiden Ausläufern (a, a^1), *S* Scapula, *SS* Suprascapula, auf der linken Seite in situ, rechterseits horizontal ausgebreitet, *Co* Coracoid, *Co*¹ Epicoracoid, welches sich jederseits in den oberen Sternalrand einfalzt, *Cl* knorpelige, *Cl*¹ knöcherne Clavicula, *Fe* Fensterbildung zwischen Clavicula und Coracoid, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.

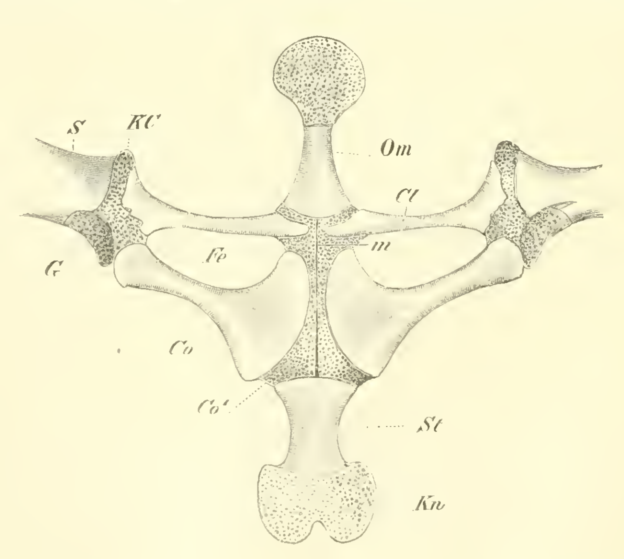


Fig. 50. Ventraler Theil des Schultergürtels von Rana esculenta. *St* knöchernes, *Kn* knorpeliges Sternum, *S* Scapula, *KC* Knorpelcommissur zwischen letzterer und der Clavicula (*Cl*), *Co* Coracoid, *Co*¹ Epicoracoid, *m* Nahtverbindung zwischen beiden Epicoracoiden, *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *Fe* Fensterbildung zwischen Coracoid und Clavicula, *Om* Omosternum.

Was nun das Sternum der Amnioten anbelangt, so ist es, wie oben schon angedeutet, costalen Ursprungs. Es entsteht in der Art, dass jederseits von der ventralen Mittellinie eine Anzahl von Rippen zu einem Knorpelstreifen („Sternalleiste") zusammenfliesst. Indem sich nun beide Streifen medianwärts bis zur vollständigen Vereinigung entgegenwachsen, bildet sich schliesslich eine unpaare, knorpelige Sternalplatte, von der sich die betreffenden Rippen, unter Bildung von Gelenken, secundär abgliedern. Weiterhin kommt es dann zur Abscheidung von Kalksalzen (Reptilien) oder zur Bildung von wirklicher Knochensubstanz (Vögel, Säuger).

Dieselben Lagebeziehungen, wie wir sie oben für das Sternum und den Schultergürtel der Amphibien constatiren konnten, existiren nun auch bei Reptilien und Vögeln, ja sogar noch bei den niedersten Säugethieren (Schnabelthiere). Ueberall treten hier (Fig. 53 *Co*, *Co*[1]) die Coracoide mit dem oberen oder dem seitlichen Rande der Brustbeinplatte in directe Verbindung (vergl. Fig. 47 bei *St* und *Ca*, und Fig. 50, 52 *St*).

Eine mächtige Entfaltung gewinnt das (häufig gefensterte) Sternum bei den Vögeln, wo es eine breite, mit einem scharfen Kamm (Crista sterni) — Ursprungsleiste für die Flugmusculatur[1]) — versehene Platte darstellt („Aves carinatae") (Fig. 47). Im Gegensatz dazu stehen die durch ein breites, schwach gewölbtes, schildartiges Sternum charakterisirten Laufvögel, die Ratiten. Es gibt jedoch auch Carinaten mit rudimentärer Crista sterni.

Am Aufbau des Säugerbrustbeins betheiligt sich in der Regel eine viel grössere Anzahl von Rippen als bei Reptilien und Vögeln. Anfangs aus einer einheitlichen Knorpelplatte bestehend, gliedert es sich später in einzelne Knochenterritorien, deren Zahl den sich ansetzenden Rippen entsprechen kann. In andern Fällen aber, wie z. B. bei Primaten, fliessen die einzelnen Knochenbezirke zu einer langen

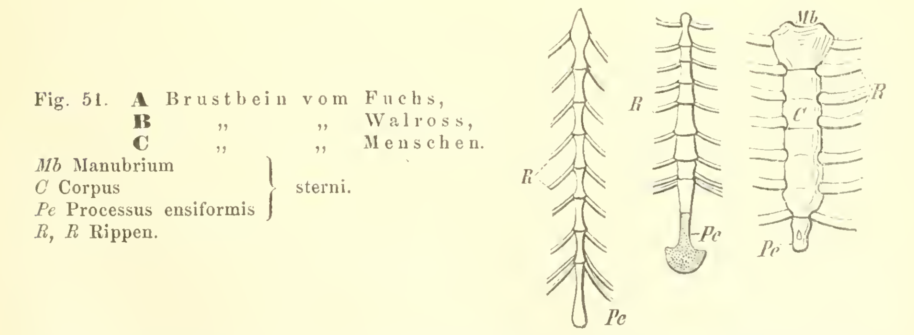


Fig. 51. **A** Brustbein vom Fuchs,
B „ „ Walross,
C „ „ Menschen.
Mb Manubrium, *C* Corpus, *Pe* Processus ensiformis } sterni.
R, *R* Rippen.

Platte (Corpus sterni) zusammen, während sich das proximale Ende zum sogenannten Handgriff und das distale zum Schwertfortsatz (Manubrium und Processus ensiformis) differenzirt. Letzterer verdankt, wie Ruge nachgewiesen hat, seine Entstehung dem in fötaler Zeit ventralwärts zusammenfliessenden achten Rippenpaar (Fig. 51 **C**).

1) Ein solcher Kamm existirt auch am Brustbein der Pterosaurier und Fledermäuse (functionelle Anpassung).

4. Episternum.

Unter Episternum versteht man eine Knochenplatte, welche dem proximalen Ende oder auch noch z. Theil der Ventralfläche des Sternums aufsitzt und welche mit letzterem entweder nur durch fibröses oder knorpeliges Gewebe oder mittelst einer Synostose verbunden ist. Genetisch ist das Episternum z. gr. Th. auf die medialen, später sich abschnürenden Schlüsselbeinenden zurückzuführen, so dass bei Mangel einer Clavicula nie von einem Episternum die Rede sein kann (Götte). Diese Zusammengehörigkeit findet auch darin ihren Ausdruck, dass beide Theile zeitlebens in enger Verbindung bleiben.

Zum erstenmal begegnen wir einem Episternalapparat bei **Reptilien**, wo er eine kreuz- oder T-förmige, dünne Knochenplatte darstellt (Fig. 52 *Ep*), welche mit der Ventralseite des Sternums sehr fest verlöthet ist. Sie erinnert in gewisser Beziehung an die Hautknochenschilder in der Brustgegend der Labyrinthodonten.

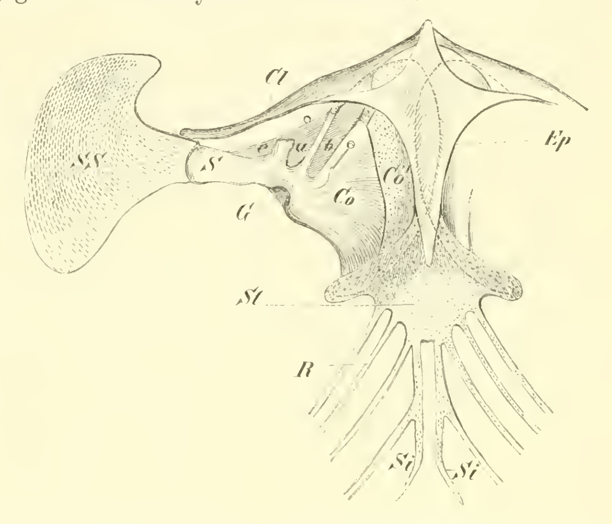


Fig. 52. Schultergürtel und Sternum von Hemidactylus verrucosus. *St* Sternum, *R* Rippen, *Si* Knorpelhörner (Sternalleisten), an welche sich die letzte Rippe anheftet, *SS* Suprascapula, *S* Scapula, *Co* Coracoid, *Co*¹ knorpeliges Epicoracoid, *Ep* Episternum, *a*, *b*, *c* durch Membranen verschlossene Fensterbildungen im Coracoid, *Cl* Clavicula, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.

Bei Cheloniern und Ophidiern existirt kein Episternum und dasselbe gilt für Chamaeleon und Anguis. Bei **Vögeln** sind selbständige discrete Skeletgebilde, die einem Episternalapparat entsprechen könnten, noch nicht nachgewiesen und offenbar sind sie schon seit sehr langer Zeit zurückgebildet, beziehungsweise verschwunden, da sie auch ontogenetisch nicht mehr auftreten. An ihre Stelle ist das unpaare Ligamentum cristo-claviculare getreten, ohne ihnen aber speciell homolog zu sein. Ausserdem kann vielleicht noch in Frage kommen: der von dem Hinterende der Clavicula ausgehende Processus interclavicularis, soweit er mit separatem Knochenkerne verknöchert (Interclavicle, Parker), und die periostale Begleitung des ventralen Randes der Crista sterni, die vorne mit dem Lig. cristo-claviculare unmittelbar zusammenhängt (Fürbringer).

Bei manchen **Säugern** zerfällt das Episternum nach seiner Ab-

schnürung in drei Theile, einen mittleren dolchartigen und zwei seitliche kugelförmige. Bei Beutel- und Schnabelthieren existiren alle drei und stellen einen vom Vorderende des Sternums abgegliederten Fortsatz dar, der wie bei Reptilien seitlich in zwei Hörner ausläuft und mit den Schlüsselbeinen in Verbindung tritt (vergl. Fig. 53).

Bei andern Säugern, wo es zu einer eigentlichen Gelenkbildung zwischen Episternum, Clavicula und Brustbein kommt, verschmilzt das Mittelstück mit dem Manubrium oder mit dessen Periost, und nur die Seitentheile persistiren in Form der Cartilagines interarticulares (Primaten) oder gehen auch sie zu Grunde, und es erhält sich als letzter Rest nur ein fibröses Band zwischen Clavicula und Sternum (Chiropteren).



Fig. 53. Schultergürtel von Ornithorhynchus paradoxus. *St* Sternum, *Ep* Episternum, *Co* Coracoid, *Co*[1] Epicoracoid, *S* Scapula, *Cl* Clavicula, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.

Ob alles das, was man in der Vertebraten-Reihe als Episternum bezeichnet, durchweg homologe Bildungen darstellt, ist mehr als zweifelhaft, und dies gilt, wie oben erwähnt, in erster Linie für den Versuch, das Episternum der anuren Amphibien mit demjenigen der Amnioten in Parallele bringen zu wollen.

Literatur.

G. Baur. *On the Morphology ob Ribs. Americ. Naturalist.* 1887

C. Gegenbaur. *Ueber die episternalen Skelettheile und ihr Vorkommen bei den Säugethieren und beim Menschen. Jenaische Zeitschr. Bd. I.*

A. Götte. *Beiträge zur vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV und XV.*

C. K. Hoffmann. *Beitr. zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Niederl. Arch. f. Zoologie. Bd. IV, V.*

W. K. Parker. *A monograph on the structure and development of the shoulder-girdle and sternum. Roy. Soc.* 1867.

G. Ruge. *Untersuchungen über Entwicklungsvorgänge am Brustbeine und an der Sternoclavicularverbindung des Menschen. Morph. Jahrb. Bd VI.* 1880.

5. Der Schädel.

Wie bei der Wirbelsäule, so unterscheidet man auch am Schädel sowohl onto- als phylogenetisch drei Stadien, nämlich ein häutiges, knorpeliges und knöchernes. Spricht sich nun auch hierin schon eine bedeutsame Uebereinstimmung zwischen beiden aus, so wird dieselbe noch durch folgende Thatsachen wesentlich gesteigert. Die Chorda dorsalis erstreckt sich stets noch eine gewisse Strecke in die Schädelbasis hinein, so dass sich also letztere auf derselben skeletogenen Grundlage wie die Wirbelsäule und zugleich in deren directer Axenverlängerung entwickelt.

Weit schwerer aber noch wiegt der Umstand, dass dem Kopf, wie dem ganzen dorsalen Abschnitt des Rumpfes, d. h. der sogenannten Stamm-

zone, in embryonaler Zeit eine Serie von Somiten zu Grunde liegt, so dass also beide einen metameren Entstehungsmodus zeigen. Daraus folgt aber noch weiter, dass der Kopf, im engsten Anschluss an die phyletische Entwicklung des Gehirns und der höheren Sinnesorgane, aus einer Umbildung des vordersten Rumpfabschnittes hervorgegangen sein muss. Aus jenen Kopfsomiten, welche (vergl. die entwicklungsgeschichtliche Einleitung) eine, dem Cölom entstammende Höhle einschliessen, bilden sich sowohl die in der betreffenden Region liegenden Muskeln, als auch die Grundlage des Schädelskeletes. Bei der fortschreitenden Entwicklung verwischt sich nun die ursprünglich segmentale Anlage mehr und mehr und das Cranium erscheint später, zumal bei den niedersten Vertebraten, wie z. B. bei Knorpelfischen, wie aus einem Gusse.

An der Ventralseite des eigentlichen Hirnschädels, des Craniums, entsteht in serialer Anordnung ein knorpeliges oder knöchernes Bogensystem, welches den Anfang des Vorderdarmes reifenartig umspannt und welches als **viscerales Skelet** dem **cranialen Skelet** gegenübergestellt wird. Es steht in wichtigen Beziehungen zur Kiemenathmung, insofern je zwei Bogen eine vom Entoderm des Vorderdarmes her durchbrechende und auf den Durchtritt des Wassers berechnete Oeffnung („Kiemenloch") umrahmen. Der vorderste Visceralbogen begrenzt den Mundeingang und wird so, eine feste Stütze für letzteren bildend, zum **Kiefer-** und weiterhin, bei höheren Typen, zum **Gesichtsskelet**. Die weiter nach hinten liegenden Bogen fungiren als Kiementräger.

Nur der craniale Abschnitt fällt unter den Gesichtspunkt einer Summe von Somiten; die Segmentation des visceralen dagegen besitzt eine gewisse Selbständigkeit und ihre Beziehungen zur Metamerie des eigentlichen Craniums erscheinen zum grossen Theil verwischt. Gleichwohl aber darf man nicht ausser Acht lassen, dass sich von den Kopfsomiten aus nicht nur mesodermales Gewebe in die betreffenden Kiemenbogen erstreckt, sondern dass sogar den beiden vorderen derselben zu einer gewissen Entwicklungsperiode je ein Cölomabschnitt zukommt, welcher von dem Cölom der bezüglichen Kopfsomite her entsteht, d. h. also mit jenem eine einheitliche Bildung darstellt.

In der klaren Erfassung dieser Verhältnisse liegt — und ich verweise dabei auch auf das Capitel über die Hirnnerven — ein grosser Fortschritt unserer Kenntnisse über die Urgeschichte des Wirbelthierkopfes. Dies gilt namentlich im Hinblick auf die seiner Zeit von Goethe und Oken inaugurirte, sogenannte „Wirbeltheorie des Schädels". Letztere war lange die herrschende und gipfelte in dem Bestreben, das Kopfskelet in eine Summe von Wirbeln mit allen ihren Adnexa aufzulösen. Dieser Versuch, bei welchem man im Wesentlichen von dem fertig ausgebildeten Säugethierschädel ausging, musste von jener Zeit an als ein durchaus verfehlter erkannt werden, als man (Huxley, Gegenbaur) anfing, den Kopf zusammt dem Gehirn, den Nerven und dem ganzen Bereich des Vorderdarmes der niederen Wirbelthiere in den Kreis der Untersuchungen zu ziehen. Alles nahm nun eine ganz andere Gestalt an, und als dann später noch die weittragenden ontogenetischen Thatsachen durch die Arbeiten Balfour's, Milnes Marshall's und van Wyhe's mit in die Wagschale geworfen werden konnten, war die Frage nach der Phylogenese des Wirbelthierkopfes in die dritte Phase ihrer Entwicklung getreten.

Auf diesem Boden stehen wir heute, und wenn auch durch fleissige,

zielbewusste Arbeit sehr Vieles erreicht ist, so bleibt doch noch Vieles zu thun übrig, um zu einer vollkommen klaren Erkenntniss der ursprünglichen Verhältnisse vorzudringen. Ein befriedigender Aufschluss darf nicht mehr allein nur von einer entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend-anatomischen Analyse des Skeletes erwartet werden, er setzt vielmehr das Verständniss der Urgeschichte einer ganzen Reihe von Organen voraus, die in ihrer Anlage zeitlich ungleich weiter zurückreichen als jenes. Ich meine die Sinnesorgane, das Gehirn mit seinen Nerven und das ganze Gebiet des Vorderdarmes mit Mund und Visceralspalten. Mit einem Worte: die Frage nach der ersten Entstehung des Wirbelthierschädels ist mit der Stammesgeschichte jener eben genannten Organe auf's Innigste verknüpft. Nur dieser weite Umweg führt zur Lösung des ersten aller morphologischen Probleme auf dem Gesammtgebiet der Wirbelthier-Anatomie, d. h. zum Verständniss der Stammesgeschichte des Kopfes.

a) Hirnschädel (Cranium).

In dem anfangs noch ganz häutigen Schädelrohr treten uns die ersten Knorpelanlagen in Form zweier Spangen-Paare entgegen. Sie liegen basalwärts vom Gehirn, fassen die Chorda dorsalis zwischen sich und werden als Parachordal-Elemente und Trabeculae cranii (Schädelbalken) unterschieden (Fig. 54 *PE* und *Tr*). Bald vereinigen sie sich zu einer sog. Basilarplatte, welche die Chorda ventral- und dorsalwärts umwächst, so dass dadurch in sehr früher Zeit ein solides Widerlager für das Gehirn geschaffen ist. Nach vorne zu ragen aber nach wie vor die schlanken Schädelbalken hervor und schliessen einen Hohlraum ein, den man als primitive Pituitargrube bezeichnen kann (Fig. 54 *PR*).

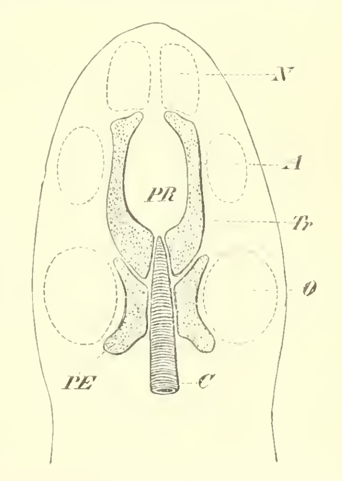


Fig. 54. Erste knorpelige Schädelanlage. *C* Chorda, *PE* Parachordal-Elemente, *Tr* Trabeculae cranii, *PR* Pituitar-Raum, *N*, *A*, *O* die drei Sinnesblasen (Geruchs-, Seh- und Gehörorgan).

Diese kann nun, je nach verschiedenen Thiergruppen, auf sehr verschiedene Weise einen Abschluss erfahren, und zwar dadurch, dass sich die Schädelbalken medianwärts bis zur vollständigen Verschmelzung vereinigen (Fig. 55 **A**, *Tr*), oder dadurch, dass das häutige Zwischengewebe von der Mundschleimhaut aus verknöchert (Bildung eines Os parasphenoideum, Fig. 55 **B**, *Ps*). Eine dritte Möglichkeit ist die, dass es (wie z. B. bei gewissen Reptilien und allen Vögeln) durch excesssive Ausbildung der Augen zu einer Compression und einem theilweisen Schwund der Schädelbalken kommt, in welchem Fall dann ein knorpelig-häutiges Interorbitalseptum an ihre Stelle tritt (Fig. 55 **C**, *Tr*, *IS*).

Verfolgen wir die Wachsthumsvorgänge auf Grundlage solcher Verhältnisse weiter, wie wir sie uns als die ursprünglichen vorzustellen haben. Dabei ist an die oben erwähnte Möglichkeit einer

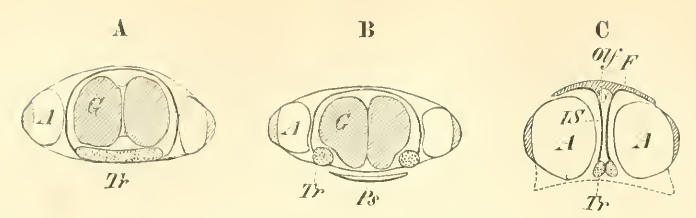


Fig. 55. Schematische Darstellung von Querschnitten durch den in der Entwicklung begriffenen Kopf von Stören, Selachiern, Anuren und Säugern **A**, von Urodelen, Crocodiliern und Ophidiern **B**, und von gewissen Teleostiern, Sauriern und Vögeln **C**. *Tr* Trabeculae cranii, *G* Gehirn, *A* Augen, *Ps* Parasphenoid, *IS* Interorbital-Septum, *F* Os frontale, *Olf* Nervi olfactorii.

medianen Verwachsung der Schädelbalken anzuknüpfen. Die dadurch erzielte knorpelige, basale Schädelplatte tritt nun durch Fortsatzbildungen in derartige Beziehungen zu den höheren Sinnesorganen, dass letztere — und dies gilt in erster Linie für den Geruchs- und Gehörapparat — eine schützende Hülle oder anfangs wenigstens eine Stütze erhalten. So differenzirt sich in einer für die Architectur des Schädels charakteristischen Weise in früher Zeit eine Regio olfactoria, orbitalis und auditiva.

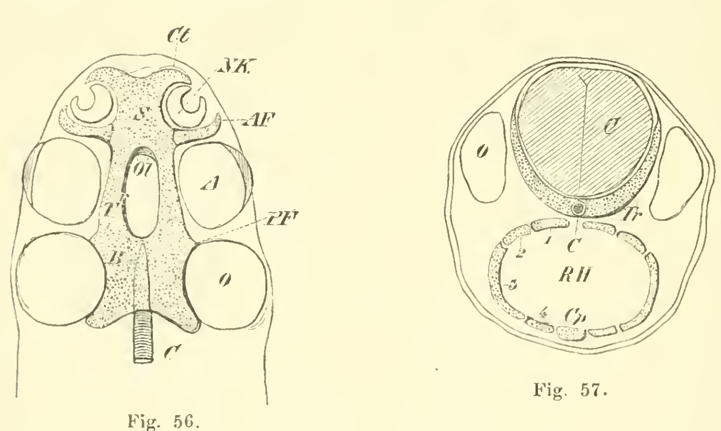


Fig. 56.

Fig. 57.

Fig. 56. Zweites Stadium der Entwicklung des Primordial-Schädels. *C* Chorda, *B* Basilarplatte, *T* Trabekel, welche sich nach vorne zu der Nasenscheidewand (*S*) vereinigt haben, *Ct*, *AF* Fortsätze derselben zur Umschliessung des Geruchsorgans (*NK*), *Ol* Foramina olfactoria für den Durchtritt der Riechnerven, *PF*, *AF* Post- und Antorbitalfortsatz der Trabekel, *NK*, *A*, *O* die drei Sinnesblasen.

Fig. 57. Drittes Entwicklungsstadium des Primordial-Schädels. Schematischer Querschnitt. *C* Chorda, *Tr* Trabekel, welche von unten und seitlich das Gehirn (*G*) umschliessen, *O* Ohrblase, *RH* die vom Visceralskelet umschlossene Rachenhöhle, 1—4 die einzelnen Componenten der Visceralbogen, welche sich ventralwärts bei *Cp* (Copula) vereinigen.

Während nun die erstere und die letztere von diesen dreien immer mehr von Knorpelgewebe umschlossen und namentlich bei höheren Typen in das eigentliche Schädelskelet immer mehr mit einbezogen werden, erhebt sich die anfangs rein horizontale, basale Knorpelplatte an ihren Seitenrändern und beginnt das Gehirn von allen Seiten, und schliesslich auch dorsalwärts zu umwachsen. So kann es schliesslich zu einer continuirlichen Knorpelkapsel, wie sie uns z. B. beim Selachier-

schädel zeitlebens vorliegt, kommen. Bei weitaus der grösseren Mehrzahl der Wirbelthiere spielt nun aber der Knorpel keine so grosse Rolle und beschränkt sich im Allgemeinen auf die Basis und auf die Sinneskapseln. Der übrige Schädel, und dies gilt vor Allem für das Dach, wird aus dem häutig-fibrösen Zustand direct in den knöchernen übergeführt. Im Allgemeinen lässt sich der Satz aufstellen, dass beim fertigen, ausgebildeten Schädel der Reichthum an Knorpelelementen immer mehr zurück-, derjenige an Knochensubstanz dagegen immer mehr hervortritt, je höher die systematische Stellung des betreffenden Thieres ist.

b) Das Visceralskelet.

Die stets in hyalinknorpeligem Zustand sich anlegenden Visceralbogen umgreifen, wie wir bereits gesehen haben, den ersten Abschnitt des Vorderdarmes und liegen in die Schlundwand eingebettet (Fig. 58 *B B*). Bei kiemenathmenden Thieren stets in grösserer Zahl (bis zu 7) vorhanden, unterliegen sie bei höheren Typen (Amnioten) einer immer grösseren Reduction und treten da und dort, mittelst eines Functionswechsels, in bestimmte Beziehungen zum Gehörorgan.

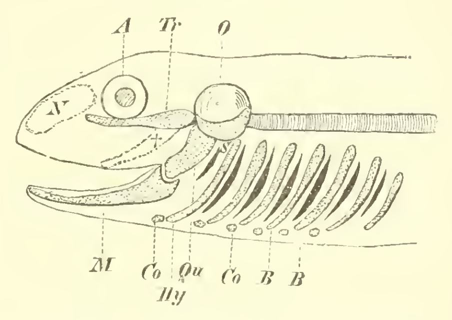


Fig. 58. Entwicklung des Visceralskelets (Schema). *N*, *A*, *O* die 3 Sinneskapseln, *Tr* Trabekel, welcher sich aus einer nach vorne abgeknickten Lage (†) wieder aufgerichtet hat, *M* Meckel'scher Knorpel, *Qu* Quadratum, *Hy* Hyoidbogen, *B B* ächte Kiemenbogen, zwischen welchen die Kiemenspalten sichtbar sind, *S* Spritzloch, *Co*, *Co* Copulae.

Der vorderste, als Stützelement der Mundränder dienende und im Bereich des Nervus trigeminus liegende Bogen entsteht zuerst und wird als unächter, oraler oder mandibularer Kiemenbogen den ächten oder postoralen Bögen gegenübergestellt (Fig. 58 *M*).

Die Ausdrücke ächt und unächt beziehen sich auf die physiologische Function, insofern nur die postoralen Bogen als Kiementräger fungiren; ja auch unter diesen ist der vorderste, im Gebiet des N. facialis liegende, den übrigen nicht mehr ganz gleichwerthig und wird als Hyoidbogen (Fig. 58 *Hy*) den weiter hinten liegenden, in den Bereich des N. glossopharyngeus und vagus fallenden Branchialbogen (*B*, *B*) gegenübergestellt. Gleichwohl spricht Alles dafür, dass früher einmal eine Zeit existirte, in welcher alle Bogen des Visceralskeletes Kiemen getragen haben müssen.

In ihrer ersten Anlage ungegliedert, können die einzelnen Bogen später in verschiedene Stücke (bis zu 4) zerfallen, wovon das oberste unter die Schädelbasis resp. unter die Wirbelsäule sich einschiebt, während das unterste ventral zu liegen kommt und hier mit seinem Gegenstück durch eine sogenannte Copula (Basibranchiale), ähnlich wie die Rippen durch das Sternum, verbunden wird (Fig. 57, 1—4, *Cp*).

Auch die zwei vordersten Visceralbogen, der Mandibular- und Hyoidbogen, unterliegen einer Abgliederung. So theilt sich ersterer in ein kurzes, proximales Stück, das Quadratum, und in ein längeres, distales, die Cartilago Meckelii (Fig. 58 *Qu*, *M*). Das Quadratum

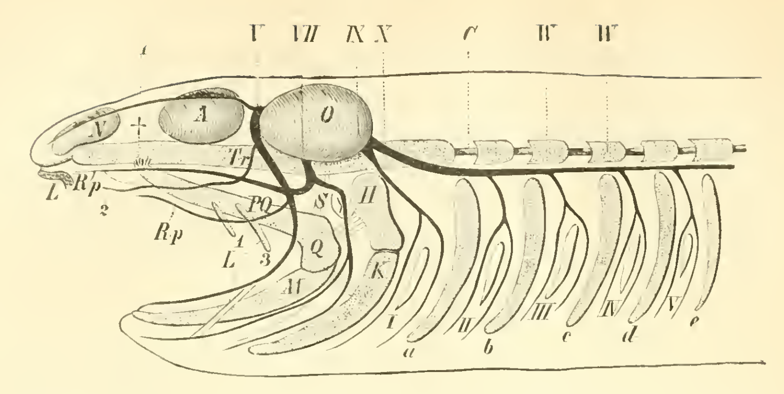


Fig. 59. Halbschematische Darstellung der segmentalen Kopfnerven mit Zugrundelegung des Selachierschädels. *N*, *A*, *O* die 3 Sinnesblasen, *Tr* Trabekel, *Q* und *PQ* Quadratum und Palatoquadratum, bei † mit den Trabekeln durch Bindegewebe verbunden, *M* Mandibel, *L*, L^1 Labialknorpel, *H* Hyomandibulare, *K* Hyoidbogen, *a—e* ächte Kiemenbogen, zwischen welchen die Kiemenspalten (*I—V*) sichtbar sind, *S* Spritzloch, *C* Chorda, *W*, *W* Wirbelkörper, *V* N. trigeminus, 1, 2, 3 seine 3 Haupt-Aeste, Rp^1 sein Ramus palatinus, *VII* N. facialis, *Rp* sein Ramus palatinus, *IX*, *X* Glossopharyngeus und Vagus.

wächst nach vorne in einen Fortsatz aus, in das sogenannte Palato-Quadratum oder Pterygo-Palatinum (Fig. 60 **A-C**, *PQ*), welches sich mit der Basis cranii verbindet und so eine Art von Oberkiefer formirt. Ein zweites, aus dem proximalen Abschnitt des I. (mandibularen) Kiemenbogens stammendes Stück heisst Hyomandibulare.

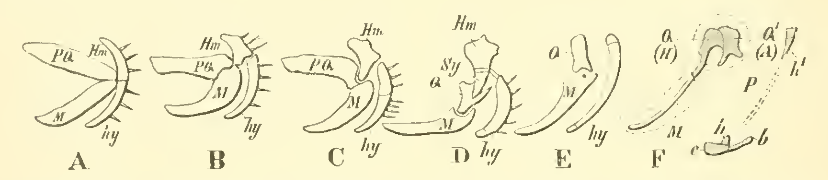


Fig. 60. Halbschematische Darstellung des Suspensorialapparates der Wirbelthiere (zum grössten Theil nach Gegenbaur). **A** Notidaniden, **B** die übrigen Haie, **C** Torpedo, **D** Knochenfische, **E** Amphibien, Reptilien, Vögel, **F** Säugethiere. *M* Meckel'scher Knorpel, *PQ* Palato-Quadratum, *Hm* Hyomandibulare, *hy* Hyoidbogen i. e. S., *Sy* Symplecticum, *Q* Quadratum, welches sich bei Säugethieren (**F**) in *Q* und Q^1 (= Hammer und Ambos) gliedert. Beide liegen in der Paukenhöhle (*P*). h^1 Processus styloideus, durch das punktirte Ligt. stylo-hyoideum mit dem kleinen Zungenbeinhorn (*h*) verbunden. *b* das sog. grosse Horn und *c* der Körper des Zungenbeins der Säugethiere

Das Quadratum, welches als Träger (Suspensorium) des Unterkiefers dient, bleibt entweder vom Schädel durch ein Gelenk getrennt, d. h. verbindet sich mit ihm nur bindegewebig, oder verwächst es mit ihm zu einer Masse.

Der Hyoidbogen, welcher stets in sehr nahen Beziehungen zum Mandibularbogen steht und sich auch an dessen Suspensorialapparat (Fig. 60) betheiligen kann, zerfällt analog den ächten Branchialbögen, in eine Anzahl von Stücken (Fische), die man von oben nach unten als Symplecticum und Zungenbeinbogen (Hyoid) im engeren Sinn unterscheidet (Fig. 60 **A-D** *Hm*, *Sy*, *hy*). Ventralwärts in der Mittellinie fungirt als Copula für die Hälften beider Seiten ein Basi-hyale,

welches verknöchern und sich als Os entoglossum in die Substanz der Zunge einbetten kann.

c) Die Schädelknochen.

Man kann zweierlei, genetisch verschiedene Knochen unterscheiden. Die einen entstehen im Innern der Knorpelsubstanz, die andern an ihrer Peripherie, vom Perichondrium aus, oder auch ganz unabhängig vom Knorpel, an solchen Stellen des Schädels, wo sich letzterer nur häutig (bindegewebig) anlegt. Wieder in andern Fällen kommt es gar nicht zur richtigen Knochenbildung, sondern nur zu einer kalkigen Incrustation des Knorpels (Kalkknorpel).

Die in den häutigen Schädeltheilen resp. im Perichondrium entstehenden Knochen fallen ursprünglich unter den Begriff des Hautskeletes und sind, wie dies für letzteres früher schon ausgeführt wurde, in genetischer, beziehungsweise in phylogenetischer Beziehung auf **Zahnbildungen** zurückzuführen. Nach diesem Modus entstehen z. B. heute noch die die Mundhöhle der Fische und Amphibien begrenzenden Knochen, und das kann uns auch nicht befremden, wenn wir bedenken, dass das Epithel des Cavum oris durch Einstülpung von der äusseren Haut her entstanden ist.

Diese primitive Entstehungsweise der ersten Kopfknochen lässt sie uns als die ältesten und zugleich als die bei niederen Thieren (Fischen) am reichsten entfalteten erscheinen. Dies gilt auch für den Fall, dass sie aus einer Kalksalzablagerung hervorgehen, welche (ohne vorhergehende Zahnbildungen) direct in einer bindegewebigen Grundlage erfolgt, wie solches bei vielen Deckknochen, wie z. B. denjenigen des Schädeldaches aller Vertebraten, von den Amphibien bis zu den Säugethieren hinauf, zu beachten ist. Es handelt sich eben hier um eine abgekürzte Entwicklung.

Die phyletisch jüngeren, endochondralen Knochen treten erst von den Reptilien an auf, während bei Amphibien in der Regel die perichondrale Entstehungsweise, neben dem oben geschilderten, ursprünglichsten Bildungsmodus, noch vorherrscht. Nicht selten gerathen endochondrale und Deckknochen in gegenseitige Berührung und verwachsen mit einander. So kann es geschehen, dass im Laufe der Generationen an Stelle eines Knorpelknochens ein Deckknochen tritt, die Knorpelbildung ein für allemal unterdrückt wird und sich nicht einmal ontogenetisch mehr wiederholt.

Ich gebe nun eine Uebersicht über die Namen der wichtigsten Knochen nach ihrer verschiedenen Vertheilung am Schädel.

I. **Knochen der Mundhöhle** (theils innerhalb derselben gelegen, theils dieselbe von aussen her begrenzend).

Deckknochen.
1. Parasphenoid.
2. Vomer.
3. Prae- oder Intermaxillare.
4. Maxillare.
5. Jugale.
6. Quadrato-jugale (z. Th.).
7. Dentale.
8. Spleniale.

Deckknochen.
9. Angulare.
10. Supraangulare.
11. Coronoideum.
12. Palatinum.
13. Pterygoideum.

II. Knochen an der Aussenfläche (von vorne nach hinten gezählt).

Deckknochen.
1. Prae- oder Intermaxillare.
2. Maxillare (seitlich).
3. Nasale.
4. Lacrimale.
5. Frontale.
6. Praefrontale.
7. Postfrontale.
8. Postorbitale.
9. Supraorbitale oder Squamosum.
10. Parietale.
11. Temporale oder Squamosum.
12. Supra-Occipitale (z. Th.).

III. Knorpelknochen.

Knorpelknochen.
1. Basi-Occipitale }
2. Basi-Sphenoid } Nur bei Amnioten (die Schädelbasis formirend).
3. Praesphenoid }
4. Occipitale laterale. (Supraoccipitale z. Th.)
5. Pro-, Epi- und Opisthoticum, Sphen- und Pteroticum (knöcherne Gehörkapsel).
6. Orbito- }
7. Ali- } Sphenoid, in der Gegend der Schädelbalken sich entwickelnd.
8. Ethmoid sammt dem übrigen knorpeligen Nasenskelet (Septum, Muscheln etc.).
9. Quadratum.
10. Articulare.
11. Visceralskelet (z. Th.).

A. Fische.

Hier zeigt das Kopfskelet je nach den verschiedenen Gruppen eine so reiche Ausstattung, dass sich die Schilderung, soll sie sich nicht in Weitläufigkeiten verlieren, nur in skizzenhaften Umrissen bewegen kann.

Dem **Amphioxus** fehlt mit dem Gehirn auch ein eigentlicher Schädel, jedoch besitzt er ein aus zahlreichen elastischen Stäben bestehendes Kiemenskelet. Gleichwohl kann von einer directen Anknüpfung an irgend einen andern Wirbelthierschädel nicht die Rede sein. Viel besser steht es in dieser Beziehung mit dem Kopfskelet der nächst höheren Fische, der **Cyclostomen**, denn dieses weicht in seiner ursprünglichen Anlage, wie ich sie oben für alle Wirbelthiere in ihren Grundzügen vorgezeichnet habe, principiell nicht ab. Später aber zeigt der Schädelbau, in Folge der saugenden Lebensweise dieser Thiere, so viel Eigenthümliches, dass er eine isolirte Stellung einnimmt. Vor Allem fehlen eigentliche Kieferbildungen im Sinne der

übrigen Vertebraten, weshalb man diese Fische als Cyclostomen allen übrigen Wirbelthieren als Gnathostomen gegenübergestellt hat.

An Stelle des offenbar rückgebildeten Kieferapparates liegt z. B. bei dem geschlechtsreifen Neunauge eine Reihe dachziegelartig sich deckender Knorpelplatten, die nach vorne durch einen, den Mundeingang

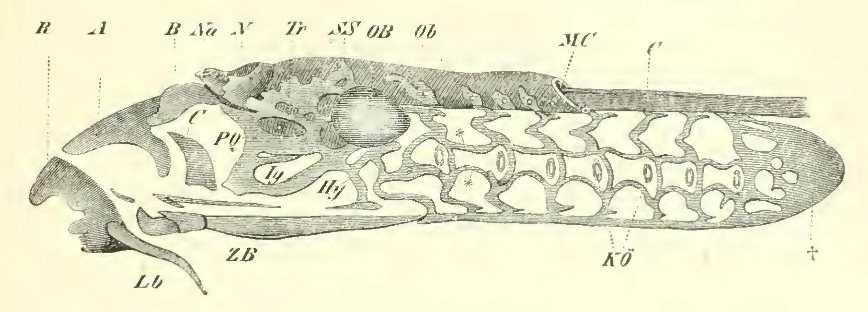


Fig. 61. Kopfskelet von Petromyzon Planeri. *Lb* Labialknorpel, *R* knorpelige, ringförmige Inlage des Saugmundes, *A*, *B*, *C* drei weitere Stützplatten des Saugmundes, *ZB* Zungenbein, *Na* Apertura nasalis externa, *N* Nasensack, *Tr* Trabekel, *PQ* Palato-Quadratum, *Ig* Spange, die noch zum Palato-Quadratum gehört, *SS* fibröses Schädelrohr, welches nach hinten bei *MC* (Medullarkanal) durchschnitten ist, *OB* Ohrblase, *Ob* obere Bogen, *Hy* Hyoid, *KÖ* Kiemenöffnungen, † hinterer Blindsack des Kiemenkorbes, **Querspangen des Kiemenkorbes, *C* Chorda.

umsäumenden Ringknorpel abgeschlossen werden (Fig. 61). Letzterer entwickelt auf seiner Innenfläche eine grosse Anzahl von Hornzähnen, welche beim Ansaugen des Thieres als Haftapparat fungiren. Zu diesen Eigenthümlichkeiten kommt noch ein ganz im Niveau der äusseren Körperdecken liegendes complicirtes Kiemenskelet, dessen Spangen nicht, wie dies sonst die Regel bildet, in einzelne Gliedstücke zerfallen. Endlich verdient eine besondere Beachtung der knorpelig-fibröse Riechsack, welcher, offenbar ebenfalls in Anpassung an das Sauggeschäft, eine dorsale Lage und Ausmündung gewonnen hat (Fig. 61). Ueber seine unpaare Anlage vergl. das Capitel über das Geruchsorgan.

Während das Riechorgan der Neunaugen nur eine kurzhalsige, gegen die Mundhöhle blind geschlossene Flasche darstellt, ist es bei den Myxinoiden zu einer langen, von Knorpelringen umspannten Röhre kaminartig ausgewachsen. Ausserdem aber unterscheidet es sich dadurch wesentlich von dem der Petromyzonten, dass es durch einen langen Nasen-Gaumengang mit dem Cavum oris in Communication steht.

Was nun den **Selachierschädel** betrifft, so repräsentirt er nach jeder Beziehung die einfachsten, am leichtesten zu verstehenden Verhältnisse, so dass man ihn füglich als den besten Ausgangspunkt für das Studium des Kopfskeletes aller übrigen Wirbelthiere bezeichnen kann. Er stellt eine knorpelig-häutige Kapsel aus einem Gusse dar und ist mit der Wirbelsäule entweder unbeweglich (Squaliden) oder gelenkig verbunden (Rochen und Chimaeren).

Nirgends kommt es noch zur Entwicklung von eigentlichen Knochen, dagegen zeigt die Palato-Quadratspange sowie der Unterkiefer eine reichliche Bezahnung (Fig. 62 *Z*).

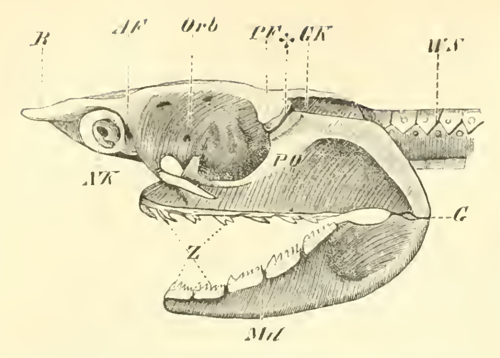


Fig. 62. Schädel von Heptanchus. *WS* Wirbelsäule, *GK* Gehörkapsel, *PF*, *AF* Postorbital- und Antorbitalfortsatz, *Orb* Orbita, *R* Rostrum, *NK* Nasenkapsel, † Articulationsstelle des Palato-Quadratum (*PQ*) mit dem Cranium, *G* Unterkiefergelenk, *Md* Mandibula, *Z* Zähne.

Die Riechsäcke liegen an der lateralen und ventralen Seite der, zu einem oft langen Wasserbrecher (Rostrum) ausgedehnten Regio nasalis. Letztere wird durch eine fibröse Lamina cribrosa vom Schädelcavum abgeschlossen. Nach hinten davon folgt die tiefe Orbitalbucht (Fig. 62 *Orb*) und an diese endlich grenzt die stark ausgedehnte Regio auditiva (*GK*), durch welche die halbcirkelförmigen Canäle des Gehörapparates hindurchschimmern.

Das Palato-Quadratum (*PQ*) ist in der Regel nur durch Bandmassen an der Basis cranii, beziehungsweise am Hyomandibulare, welches als Träger des ganzen Apparates dienen kann, befestigt, bei Chimaeren aber fliessen beide zu einer Masse zusammen (daher der Name: Holocephalen). Am vorderen Umfang des Hyomandibulare liegt ein in die Mundhöhle führender Schlitz, das sog. Spritzloch (Spiraculum), in dessen Nähe sich Andeutungen einer früher vorhandenen Spritzlochkieme finden können. Sie hat ihre Lage auf einer das Spritzloch von vorne her umrahmenden Knorpellamelle (Spritzloch- oder Spiracularknorpel).

Da und dort findet man in der Reihe der Selachier Andeutungen eines in der Occipital-Region vor sich gehenden Assimilationsprocesses, d. h. man kann erkennen, wie nächst hinten liegende Wirbel im Laufe der Entwickelung ins Schädelskelet mit einbezogen werden. Derselbe Vorgang lässt sich auch bei Ganoiden, Dipnoërn und Teleostiern constatiren. Es fällt also jener Schädelabschnitt, als ein secundärer Erwerb, unter einen andern morphologischen Gesichtspunkt als das übrige, phyletisch ältere, nach ganz anderen Entwicklungsgesetzen construirte Cranium (Gegenbaur).

Das stets reich entwickelte Branchialskelet zeigt viele, durch secundäre Abgliederungen und Verschmelzungsprocesse charakterisirte Modificationen. Am äusseren Umfang jedes Branchialbogens entwickeln sich radienartig angeordnete Knorpelstrahlen, die als Stützelemente für die Kiemensäcke dienen. Sie finden sich auch am Hyomandibulare und Hyoid und werden hier Kiemenhaut- oder Branchiostegalstrahlen genannt.

Während bei Selachiern die Kiemenöffnungen frei nach aussen münden, legt sich bei den Chimaeren (auch Chlamydoselache gehört hierher) eine vom Hinterrand des Hyomandibulare ausgehende Hautfalte über sie hinweg. Es ist dies die erste Andeutung eines Kiemendeckels, wie wir ihm, als Ausdruck einer höheren Entwicklungsstufe, bei Teleostiern und Ganoiden wieder begegnen werden.

Unter den **Ganoiden** nehmen jene Formen, bei welchen sich der mit der Wirbelsäule unbeweglich verbundene, hyaline Primordialschädel

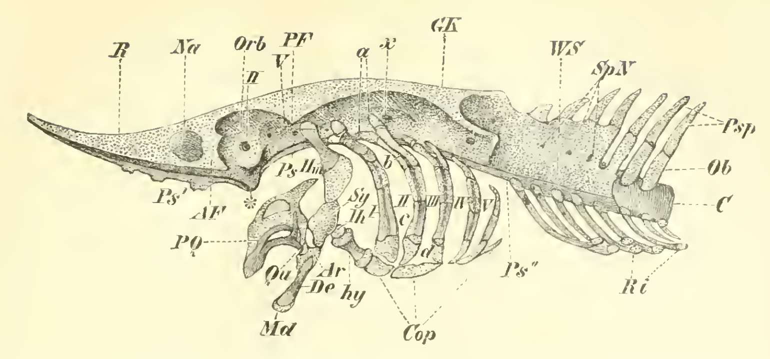


Fig 63. Kopfskelet des Störs, nach Entfernung des Aussen-Skeletes. *WS* Wirbelsäule, *SpN* Austrittsöffnungen der Spinalnerven, *Psp* Processus spinosi, *Ob* obere Bogen, *C* Chorda dorsalis, *GK* Gehörkapsel, *PF*, *AF* Postorbital- und Antorbitalfortsatz, *Orb* Orbita, *II* Opticus-, *x* Vagusloch, *Na* Cavum nasale, *R* Rostrum, * vorspringende Kante an der Basis cranii (Basalecke), *Ps*, *Ps*¹, *Ps*² Parasphenoid, *PQ* Palato-quadratum, *Qu* Quadratum, *Md* Mandibula, *De* Dentale externum, *Ar* Articulare, *Hm* Hyo-mandibulare, *Sy* Symplecticum, *Ih* Interhyale, *hy* Hyoid, *I—V* erster bis fünfter Kiemenbogen mit den einzelnen Gliedern, dem gespaltenen Pharyngobranchiale (*a*), dem Epi- (*b*), Kerato- (*c*) und Hypobranchiale (*d*), *Cop* Copula des Visceralskeletes, *Ri* Rippen.

noch in voller Ausdehnung erhält, die niederste Stufe ein. Man nennt sie Knorpelganoiden. Wie bei Selachiern reicht das Cavum cranii auch hier nach vorne bis in die Ethmoidal-Gegend, wird aber von letzterer nicht durch fibröses, sondern durch knorpeliges Gewebe getrennt. Mit der Wirbelsäule ist der Schädel zu einem knorpeligen Continuum unbeweglich verbunden und zugleich schiebt sich das das Dach der Mundhöhle bildende Parasphenoid in Form einer platten, aber schmalen Knochenschiene noch eine beträchtliche Strecke am ventralen Umfang der Wirbelsäule nach hinten.

Während nun Selachier und Knorpelganoiden in der Gestaltung des Chondrocraniums im Wesentlichen übereinstimmen, nehmen die letzteren gleichwohl dadurch eine ungleich höhere Stufe ein, dass bei ihnen noch Knochen hinzutreten. Diese bedecken in einer grossen Anzahl von reich sculpturirten Schildern und Platten panzerartig die Schädeloberfläche. Zum Theil finden sie sich auch, wie oben schon angedeutet, im Bereich der Mundhöhle resp. des Visceralskeletes. Auch im Kiemendeckel, der hier schon viel deutlicher ausgeprägt ist als bei Chimären, treten Knochenbildungen auf, allein diese erfahren bei Knochenganoiden und Teleostiern eine noch ungleich reichere Ausgestaltung in einzelne Platten, die man als Operculum, Prae-, Sub- und Interoperculum bezeichnet.

Der ganze Palato-Mandibular-Apparat, welcher durch das Hyomandibulare und Symplecticum, sowie durch Bandmassen nur sehr lose an der Schädelbasis befestigt ist, macht einen sehr rudimentären Eindruck (Fig. 63 *Md, Sy, Hm, Qu, PQ*).

Das schon oben erwähnte Hautskelet, welches auch hier wieder auf Zahnbildungen, beziehungsweise auf Schuppen, welche aus solchen hervorgingen, zurückzuführen ist, gelangt nun bei einer zweiten Abtheilung dieser Fische, nämlich bei den Knochenganoiden, zu einer ganz excessiven Entwicklung und stellt auf der Schädeloberfläche einen, aus zahlreichen Stücken und Stückchen bestehenden, steinharten Panzer dar (Fig. 64). Die Knochenbildungen beschränken sich aber nicht nur auf

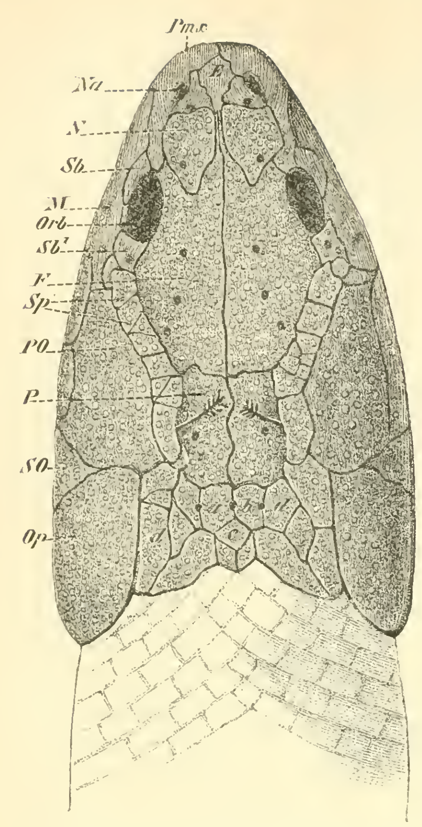


Fig. 64. Schädel von Polypterus bichir von der Dorsalseite. *Pmx* Praemaxillare, *Na* Apertura nasalis externa, *N* Nasale, *Sb*, *Sb*¹ Suborbitale anterius u. posterius, *Orb* Orbita, *M* Maxilla, *Sp* Spiracularia, *PO* Praeoperculum (?), *SO* Suboperculum, *Op* Operculum, *F* Frontale, *P* Parietale, *a*, *b*, *c*, *d* Supraoccipitale Knochenschilder. Die beiden, unter die Spiracularschilder hinabgehenden Pfeile zeigen die Mündung des Spritzloches an der freien Schädeloberfläche.

die Oberfläche, sondern greifen im ganzen Kopfskelet, wie z. B. in den Trabecularmassen und im Unterkiefer, Platz, so dass das Knorpelgewebe eine starke Reduction erfährt [1]).

Das Kiemenskelet besteht bei Ganoiden aus 4—5, mehr oder weniger stark verknöcherten Kiemenbogen, die, wie bei Selachiern, von vorne nach hinten an Grösse abnehmend, bei Knochenganoiden an ihrer dem Schlund zuschauenden Fläche über und über von bürstenartigen Zahnmassen überzogen sind.

Es gab eine Zeit von ungemessener Dauer (Silur, Devon, Kohle), wo die Knochenganoiden im Verein mit Selachiern die ganze Fischfauna überhaupt vertraten; erst viel später traten die Knochenfische auf, welche sich, wie am besten ein Vergleich mit Amia zeigt, aus ihnen heraus entwickelt haben. Aber nicht allein deshalb sind die Knochenganoiden von hohem Interesse, sondern auch wegen ihrer offenbar nahen Verwandtschaft zu den Dipnoërn sowie den ältesten Amphibien der Kohle und Trias, d. h. den Ganocephalen, den Labyrinthodonten und Stegocephalen. Es wird uns eine darauf gerichtete Vergleichung später noch einmal bei den Amphibien beschäftigen.

Teleostier. Hier finden sich die allergrössten Verschiedenheiten, allein in seinem Grundplan ist jeder Teleostierschädel auf denjenigen der Knochenganoiden zurückzuführen. Auf der anderen Seite aber zeigen sich keine Anknüpfungspunkte an die Amphibien, sondern wir haben die ganze Gruppe der Knochenfische als einen auslaufenden Seitenzweig des Wirbelthierstammes zu betrachten.

Der knorpelige Primordialschädel persistirt bei den meisten Teleostiern in grosser Ausdehnung, und das Cavum cranii kann sich so gut wie bei allen bis jetzt beschriebenen Schädeln in Form einer knorpeligen Röhre zwischen den Augen hindurch bis zur Ethmoidalgegend

1) Die einzige Ausnahme macht Amia, wo das knorpelige Primordialcranium in vollem Umfang erhalten bleibt.

erstrecken, oder aber ist es zwischen den beiden Augäpfeln eingeschnürt und verkümmert (Fig. 55 *C*).

Die Palatoquadratspange differenzirt sich in eine ganze Kette von Knorpelplatten, die man als Quadratum, Meta-, Mesopterygoid, Pterygoid, sowie als Palatinum bezeichnet. In der Regio occipitalis und auditiva, sowie auf der dorsalen Schädelfläche entwickeln sich zahlreiche Knochencomplexe, auf deren Schilderung hier aber nicht näher eingegangen werden kann. Ich verweise deshalb auf Fig. 65 und 66 **A**, **B**.

Erwähnenswerth ist ein bei manchen Teleostiern auftretender, in der Längsaxe der Schädelbasis liegender Canal, der die Augenmuskeln umschliesst und der sich jederseits vor der Gehörkapsel in die Augenhöhle öffnet.

Alle, die Mundhöhle begrenzenden Knochen, wie z. B. der Vomer, das Parasphenoid, das (in seinem Vorkommen und seiner Entwicklung sehr schwankende) Praemaxillare und Maxillare etc. können bezahnt sein.

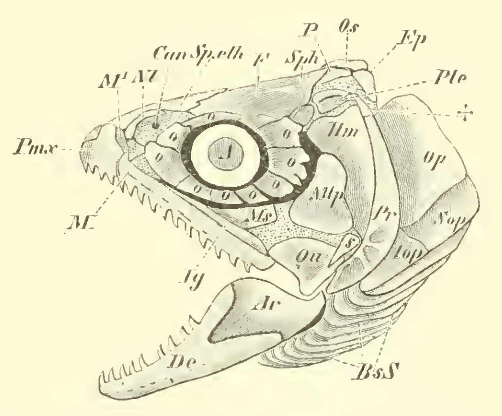


Fig. 65. Kopfskelet der Bachforelle. *Ep* Epioticum, *Pt* Pteroticum, *Sph* Sphenoticum, *Os* Occipitale superius (Supraoccipitale), *P* Parietale, *F* Frontale, *Sp.eth* Supraethmoid, *Can* Oeffnung des Riechnervencanales, *Nl* Nasale, *Pmx* Praemaxillare, *M* M^1 Maxillare, *Ig* Jugale, *Ms* Mesopterygoid, *Mtp* Metapterygoid, *o o o* Orbitalring, *Hm* Hyomandibulare, *s* Symplecticum, *Qu* Quadratum, *Pr* Praeoperculum, *Iop* Interoperculum, *Sop* Suboperculum, *Op* Operculum, *BsS* Branchiostegalstrahlen, *Ar* Articulare, *De* Dentale, *A* Auge.

Die Riechorgane stellen, wie bei allen Fischen, einfache, nach dem Gaumen zu in der Regel nicht durchbohrte Gruben im Ethmoidalknorpel dar.

Ausser der oben schon erwähnten Palato-Quadratspange umgibt sich die eigentliche Schädelkapsel der Teleostier noch mit weiteren platten- oder spangenartigen Vorwerken. Dieselben entstehen als reine Hautverknöcherungen in der Umgebung des Auges (Orbitalring) (Fig. 65 *o o o*) und im Bereich des Kiemendeckels (Opercularknochen) (*Pr, Op, Sop, Jop*). In der ventralen Verlängerung der Kiemendeckelfalte entwickelt sich eine grosse Zahl von Kiemenhaut- oder Branchiostegalstrahlen. Nach vorne stösst der Kiemendeckel an eine aus drei Gliedstücken, dem Hyomandibulare, Symplecticum und Quadratum bestehende Knochenkette, welche als Aufhängeapparat für den Unterkiefer dient (Fig. 65 *Hm*, *s*, *Qu*). Letzterer besteht aus dem Meckel'schen Knorpel und dann noch aus mehreren Knochenstücken, wovon das grösste Dentale (*De*) genannt wird; die andern heissen Articulare (*Ar*), Angulare und Coronoideum. Die beiden letzteren können auch fehlen.

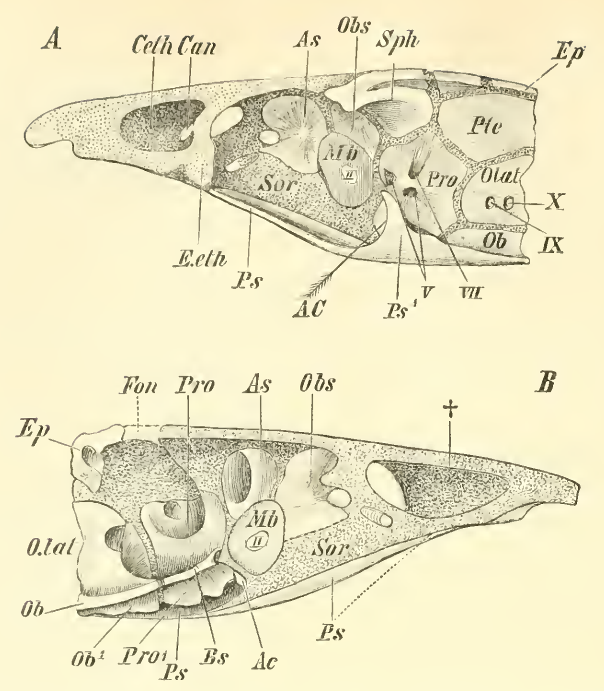


Fig. 66. Kopfskelet der Bachforelle, vergrössert. *A* Seitliche Ansicht nach Entfernung sämmtlicher Deckknochen des Kiefer-, Suspensorial-, Pterygoid- und Opercularapparates. *B* Dasselbe Präparat in der Medianlinie durchschnitten und von der Schädelhöhle aus betrachtet.

Ceth Cavum ethmoidale, *Can* Canalis olfactorius, *Eeth* Ektethmoid, *Sor* Septum interorbitale, *II* Foramen opticum, in einer Membran (*Mb*) liegend, *As* Alisphenoid, *Obs* Orbitosphenoid, *Ac* Augenmuskelcanal, *Sph* Sphenoticum, *Pro Pro*¹ Prooticum, *Pte* Pteroticum, *Ep* Epioticum, *Ps* Parasphenoid, *Ps*¹ Fortsatz dieses Knochens, welcher die Ohrkapsel seitlich umgreift und den Augenmuskelcanal formiren hilft, *Ob*, *Ob*¹ Occipitale basilare, *Olat* Occipitale laterale, *Fon* Fontanelle, *V*, *VII*, *IX*, *X* Austrittsöffnung des Nerv. trigeminus, facialis, glossopharyngeus und vagus.

B. Dipnoi.

Diese Thiergruppe nimmt in Hinsicht auf ihre Schädelbildung eine Mittelstellung ein zwischen den Chimären, Ganoiden und Teleostiern einer- sowie den Amphibien andrerseits. Dazu kommen aber gewisse Besonderheiten, welche weder nach dieser noch nach jener Seite hin einen directen Anschluss erlauben. Jedenfalls ist das Alter der Dipnoi ein sehr hohes, denn sie finden sich schon in der Trias und in der Kohle; ja sie haben sehr wahrscheinlich auch schon im Devon existirt.

Der primordiale Knorpelschädel erhält sich entweder ganz (Ceratodus) oder doch in grösster Ausdehnung (Protopterus [1]), Lepidosiren). Die perichondral entwickelten Knochen sind lange nicht so zahlreich wie bei den Ganoiden.

Die Schädelhöhle erstreckt sich zwischen beiden Orbitae hindurch

[1]) In diesem Fall treten oben die Frontoparietalia, unten das Parasphenoid ergänzend in die Lücke ein.

bis zur Regio ethmoidalis, wo sich eine grösstentheils knorpelige Lamina cribrosa befindet.

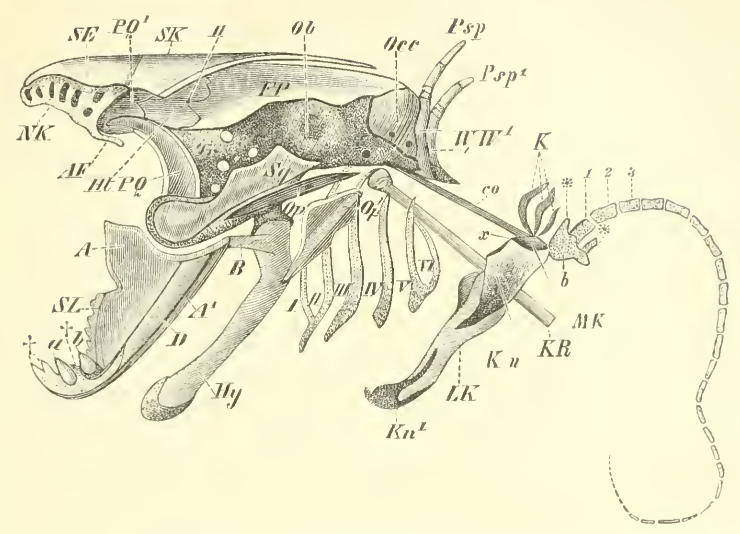


Fig. 67. Kopfskelet, Schultergürtel und vordere Extremität von Protopterus. *W*, *W*¹ in das Kopfskelet einbezogene Wirbelkörper mit ihren Processus spinosi (*Psp*, *Psp*¹), *Occ* Supraoccipitale mit den Hypoglossuslöchern, *Ob* Ohrblase, *Tr* Trabekel mit den Oeffnungen für den Trigeminus und Facialis, *FP* Fronto-Parietale, *Ht* häutige Fontanelle, vom Opticusloch (*II*) durchbohrt, *SK* Sehnenknochen, *SE* Supra-Ethmoid, *NK* knorpelige Nasenkapsel, *AF* Antorbitalfortsatz (der Labialknorpel, welcher eine ähnliche Lage und Richtung hat, ist nicht eingezeichnet), *PQ* Palato-Quadratum, welches bei *PQ*¹ mit dem der andern Seite convergirt, *Sq* Squamosum, das Quadratum bedeckend, *AA* Articulare durch ein fibröses Band (*B*) mit dem Hyoid (*Hy*) verbunden, *D* Dentale externum, †† frei zu Tage liegender, in Prominenzen auswachsender Meckel'scher Knorpel, *SL* Schmelzleiste, *a*, *b* zwei Zähne, *Op*, *Op*¹ rudimentäre Opercularknochen, *I—VI* die sechs Branchialbogen, *KR* Kopfrippe, *LK*, *MK* laterale und mediale, den Schulterknorpel (*Kn*, *Kn*¹) einscheidende Knochenlamelle, *co* fibröses Band, welches das obere Ende des Schulterbogens mit dem Schädel verbindet, *x* Gelenkkopf des Schultergürtels, mit welchem das Basalglied (*b*) der freien Extremität articulirt, ** rudimentäre Seitenstrahlen (biserialer Typus) desselben, 1, 2, 3 die drei nächsten Glieder der freien Extremität.

Der nach aussen mit einem Squamosum (Fig. 67 *Sq*) belegte Quadratknorpel ist mit dem Chondrocranium zu einem Gusse verschmolzen, und auch die Verbindung der mit ihrem Gegenstück nach vorne zu unter der Schädelbasis zusammenstossenden Palatoquadrat-Spange mit dem Cranium ist eine sehr innige (Fig. 67 *PQ*).

Die gitterartig durchbrochenen, hyalinknorpeligen Nasenkapseln liegen dorsal rechts und links von der Schnauzenspitze (*NK*). Nach hinten öffnet sich das Cavum nasale durch Choanen in den Gaumen, ein Verhalten, welches von nun an alle über den Dipnoërn stehenden Wirbelthiere charakterisirt.

Der Occipitalabschnitt des Schädels, an welchem sich, wie schon oben erwähnt, den ersten Wirbeln (*W*, *W*¹) gegenüber ein Assimilationsprocess abspielt, ist mit der Wirbelsäule durchaus fest und unbeweglich verwachsen.

Erwähnenswerth sind die mit scharfen Messern vergleichbaren, von Email überzogenen Zähne.

Kiemendeckel sowie Kiemenhautstrahlen sind in schwachen Spuren vorhanden und auch die 5 (Ceratodus) bis 6 (Protopterus) hyalinen Kiemenbogen machen einen sehr rudimentären Eindruck.

An dem kräftigen Unterkiefer unterscheidet man ein Articulare, Dentale und Angulare. Nach vorne vom Dentale liegt der Meckel'sche Knorpel eine Strecke weit frei zu Tage (Fig. 67).

Die Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Dipnoër-Kopfes wäre von grossem Interesse und sie würde wohl Manches klar legen, was uns bis jetzt noch räthselhaft erscheint, wie z. B. die als „Kopfrippen“ bezeichneten Spangen (Fig. 67 *KR*).

C. Amphibien.

Urodelen. Das Kopfskelet der geschwänzten Amphibien unterscheidet sich von dem der Fische hauptsächlich durch negative Charaktere, nämlich einerseits durch geringere Entwicklung der knorpeligen Theile, andrerseits durch eine viel geringere Zahl von Knochen. Kurz, es tritt uns überall ein viel einfacherer Bauplan entgegen. Letzteres gilt namentlich für das Larvenstadium (Fig. 68), wo übrigens der Knorpelschädel noch eine sehr grosse Rolle spielt, und wo die von uns oben für den Wirbelthierschädel im Allgemeinen aufgestellte Eintheilung in eine Regio auditiva, nasalis und orbitalis aufs deutlichste zu Tage tritt. Die in der ventralen und dorsalen Mittellinie (Fig. 68—70 *Osp* und *Bp*) durch eine basi- und supraoccipitale Knorpelcommissur verbundenen und später in der Regel stark verknöchernden (der Ossificationsprocess geht von verschiedenen Centren aus) Ohrkapseln (*OB*) zeigen uns eine, den Fischen gegenüber neue und sehr wichtige Einrichtung, nämlich eine nach aussen und abwärts schauende Oeffnung, die Fenestra ovalis (Fig. 68, 69 *Fov*). Sie wird von einem Knorpeldeckel, dem sog. Stapes (*St*), verschlossen und wird uns bei der Anatomie des Gehör-Organs wieder beschäftigen. Die halbcirkelförmigen Gänge springen häufig als starke Wülste hervor.

An der ventralen Circumferenz des Hinterhauptloches entwickeln sich zwei, für alle Amphibien charakteristische, Gelenkhöcker zur Verbindung mit dem ersten Wirbel (Fig. 68—70 *Cocc*).

Die grossen, zeitlebens aus viel Knorpelmasse bestehenden Nasenkapseln (Fig. 68 *Na*) hängen mit den Ohrblasen durch die schlanken, die Seitenwände des Schädels bildenden Trabekel[1]) (*Tr*) zusammen und zwischen diesen liegt ein weiter Hohlraum, welcher dorsalwärts von dem Os frontale und parietale (Fig. 69 *F, P*), ventralwärts aber von dem zuweilen mit bürstenartigen Zähnen besetzten Parasphenoid (Fig. 68 und 70 *Ps*) abgeschlossen wird. Nach vorne von letzterem liegt der die hinteren Nasenlöcher (Fig. 68 und 70 *Ch*) begrenzende Vomer (*Vo*) und mit diesem ist bei ausgewachsenen Thieren die schlanke, an der Ventralfläche des Parasphenoids sich hinziehende Spange des Palatinum (Fig. 70 *Vop*) verwachsen. Diese Verhältnisse sind erst secundär erworben, denn im Larvenstadium existirt noch eine typische Palato-Quadrat- oder Pterygo-Palatinspange (Fig. 68 *Pt*,

1) Letztere verknöchern mehr oder weniger vollständig und werden dann als Ali- und Orbitosphenoid bezeichnet (Fig. 69, 70 *As*, *Os*).

Ptc, Pl). Allein letztere besitzt später eine wesentlich andere Richtung, wie ein Vergleich der Fig. 68 und 70 zeigt.

Fig. 68. Fig. 69.

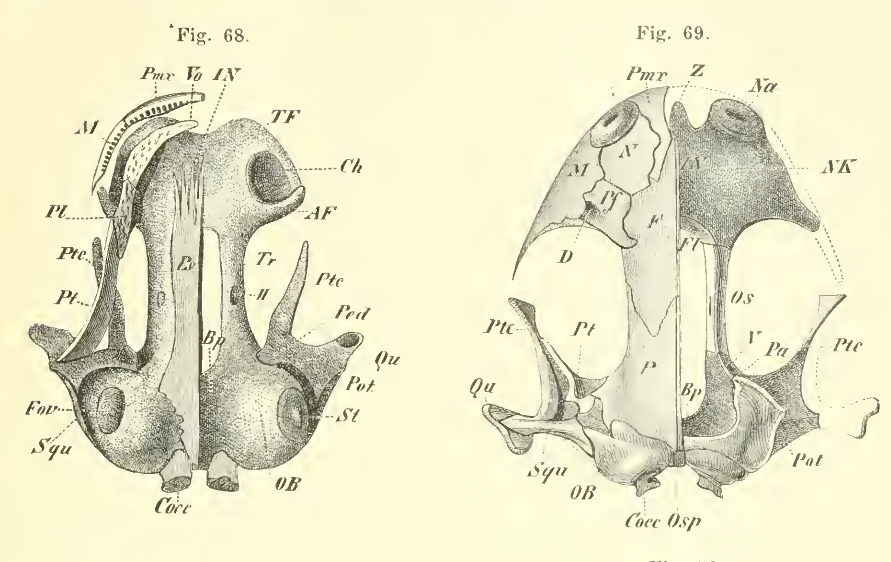


Fig. 70.

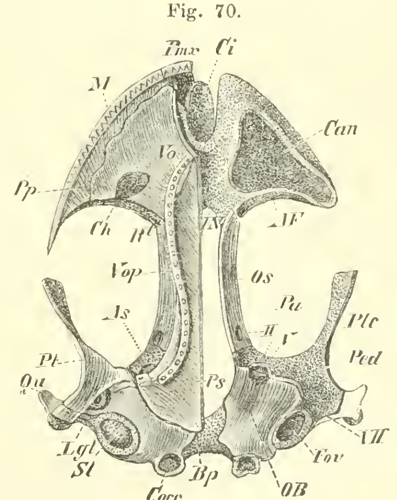


Fig. 68. Schädel eines jungen Axolotls (Ventralansicht).

Fig. 69. Schädel von Salamandra atra. (Erwachsenes Thier, Dorsalansicht).

Fig. 70. Schädel von Salamandra atra. (Erwachsenes Thier, Ventralansicht). *Tr* Trabekel, *OB* Ohrblasen, *Fov* Fenestra ovalis, welche auf der einen Seite vom Stapes (*St*) verschlossen dargestellt ist, *Lgt* Bandapparat zwischen letzterem und dem Suspensorium des Unterkiefers, *Cocc* Condyli occipitales, *Bp* knorpelige Basilarplatte zwischen den beiden Ohrblasen, *Osp* dorsale Spange des Occipitalknorpels, *IN* Internasalplatte, welche seitlich zu den die Choane begrenzenden Fortsätzen (*TF* und *AF*) auswächst, *NK* Nasenkapsel, *Can* Cavum nasale, *Na* äussere Nasenöffnung, *Fl* Durchtrittsöffnung für den Riechnerven, *Z* Zungenartiger Knorpelauswuchs der Internasalplatte, welcher als Dach für das Cavum internasale (*Ci*) fungirt (Fig. 70). *Qu* Quadratum, *Ptc* knorpeliges Pterygoid, *Pot* Processus oticus-, *Ped* Pediculus-, *Pa* Proc. ascendens des Quadratum, *Ps* Parasphenoid, *Pt* knöchernes Pterygoid, *Vo* Vomer, *Pl* Palatinum, *Pp* Gaumenfortsatz desselben, *Vop* Vomero-palatinum, *Pmx* Praemaxillare, *M* Maxillare, *Os* Orbito- und *As* Alisphenoid, *N* Nasale, *Pf* Praefrontale, bei *D* vom Thränen-Nasengang durchbohrt, *F*, *P* Frontale und Parietale, *Squ* Squamosum, *II* Opticus, *V* Trigeminus-, *VII* Facialis-Loch, *Rt* Eintrittsstelle des Ramus nasalis Trigemini in die Nasenkapsel.

Die Lamina cribrosa ist entweder knorpelig, wie z. B. bei Salamandra, oder häutig, wie bei den meisten Salamandrinen (z. B. Triton). Wieder in anderen Fällen (Salamandrina perspicillata, Proteus u. a.) wird der vordere Abschluss der Schädelhöhle durch besondere Modificationen der Stirnbeine zu Stande gebracht.

Nach aussen vom Vomer liegt der Oberkiefer (Fig. 68—70 *M*) und nach vorne der, in der Regel eine Höhle einschliessende oder wenigstens begrenzende, Zwischenkiefer (*Pmx*). Dieser zieht sich auf die Dorsalfläche des Schädels herauf und stösst hier nach hinten an das Nasale, auf welches weiterhin das Praefrontale folgt (Fig. 69 *N*, *Pf*).

Der Suspensorialapparat des Unterkiefers, in welchem auch in der Embryonalzeit wahrscheinlich kein Hyomandibulare (vielleicht entspricht der Stiel des Stapes einem solchen) und Symplecticum mehr zur Entwicklung kommt, ist, wie dies ein Blick auf die schematische Abbildung 60 **E** beweist, ungleich einfacher gebaut als bei Fischen. Er besteht nur aus dem Quadratum, welches secundär mit dem Schädel verwächst und an dessen Aussenfläche sich ein Deckknochen, das Squamosum, entwickelt (Fig. 68—70 *Qu, Squ*).

Ueber das Visceralskelet s. später.

Der durch einen ungemein derben und soliden Charakter sich auszeichnende Schädel der **Gymnophionen** weist auf das Kopfskelet der alten untergegangenen Amphibiengeschlechter der Kohlenformation zurück. Er zeigt in manchen Punkten auch eine gewisse Verwandtschaft zum Anurenschädel und beansprucht namentlich durch eine sehr complicirte Architectur der Nasenkapseln das allergrösste Interesse (vgl. das Geruchsorgan).

In früheren Erdperioden zeigte sich der Schädel der geschwänzten Amphibien, wie z. B. derjenige der Labyrinthodonten und Ganocephalen, von einer viel grösseren Menge von festen und starken Knochenschildern überzogen, und allgemein verbreitet war ein zur Zirbel resp. zu dem Parietalauge in Verbindung stehendes Loch in der Parietalnaht, ganz ähnlich, wie es unsere heutigen Lacertilier besitzen. Fig. 71. (Vergl. das Reptiliengehirn.)

Fig. 71. Restaurirter Stegosaurierschädel aus der böhmischen Gaskohle nach Fritsch. *Pmx* Praemaxilla, *M* Maxilla, *N* Nasale, *Na* Nasenloch, *F* Frontale, *Pf* Praefrontale, *P* Parietale, *Fp* Foramen parietale, *Socc* Supraoccipitale, *Br* Kiemenapparat, *Oc* knöcherner Scleralring.

In der Circumferenz der Orbita trifft man häufig einen knöchernen Scleralring, wie ihn auch Ichthyosaurus besass und wie er den heutigen Vögeln und einem Theil der Reptilien zukommt. Wenn man den an die Knochenganoiden erinnernden Reichthum von Kopfknochen der untergegangenen Amphibiengeschlechter, sowie ihre oft ins Ungeheuerliche gehenden Dimensionen (es kommen solche mit Schädeln von 3—4 Fuss Länge vor) erwägt, so sieht man sich gezwungen, wie wir dies auch von den heute lebenden Reptilien schon constatiren konnten, die heutigen Amphibien nur als schwache Ausläufer einer einst viel reicher entwickelten Thiergruppe aufzufassen.

Anuren. Der Schädel der ungeschwänzten Batrachier zeigt auf den ersten Blick sehr viel Uebereinstimmendes mit dem der heutigen Urodelen, allein er hat eine wesentlich andere, viel complicirtere Entwicklung durchzumachen und lässt sich somit keineswegs direct von

letzterem ableiten. Dies beweist, dass die gemeinsame Urform in sehr weit zurückliegenden geologischen Perioden gesucht werden muss.

Im Larvenstadium ist ein von Lippenknorpeln und Hornzähnen gestützter Saugmund vorhanden; was aber viel wichtiger ist, das ist die Anlage einer knorpelig-häutigen Paukenhöhle (Cavum tympani), welche nach aussen durch ein Trommelfell (Membrana tympani) abgeschlossen wird, während sie nach innen durch die Ohrtrompete (Tuba Eustachii) mit der Mundhöhle communicirt (vergl. das Gehörorgan).

Mit Ausnahme einiger kleiner Stellen auf seiner Dorsalseite entsteht der gesammte Anurenschädel als eine einheitliche Knorpelmasse und in Folge dessen legt sich auch die ganze Ethmoidalregion knorpelig an. An der Durchtrittsstelle der Riechnerven kommt es zu einer gürtelförmigen Ossificationszone (Os en ceinture, Cuvier), welche für den Anurenschädel typisch ist. Uebrigens zeigen auch die Gymnophionen in diesem Punkte ähnliche Verhältnisse.

Die Knochen des erwachsenen Schädels sind nicht so zahlreich wie bei Urodelen, da die Stirn- und Scheitelbeine

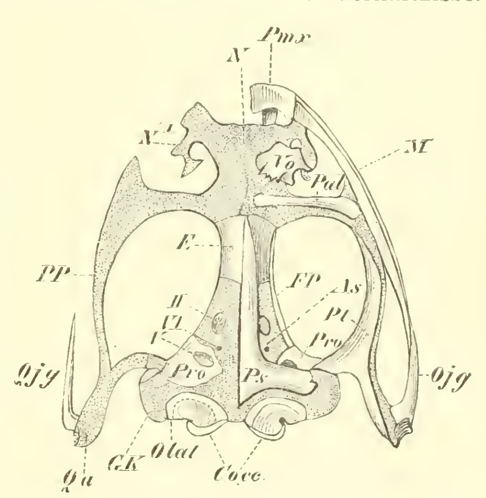


Fig. 72. Schädel von Rana esculenta, ventrale Ansicht Nach Ecker. Auf der einen Seite sind die Deckknochen entfernt. *Cocc* Condyli occipitales, *Olat* Occipitale laterale, *GK* Gehörkapsel, *Qu* Quadratum, *Qjg* Quadrato-Jugale, *Pro* Prooticum, *Ps* Parasphenoid, *As* Alisphenoid, *Pt* knöchernes Pterygoid, *PP* Palato-Quadratum, *FP* Fronto-Parietale, *E* Ethmoid (Os en ceinture), *Pal* Palatinum, *Vo* Vomer, *M* Maxilla, *Pmx* Praemaxillare, *NN*[1] knorpeliges Nasengerüst, *II*, *V*, *VI* Austrittsöffnung des N. opticus, Trigeminus und Abducens.

in der Regel jederseits zu einer einzigen Knochenplatte, einem Frontoparietale zusammenfliessen.

Die Oberkieferspangen wachsen viel weiter nach hinten aus als bei Urodelen und verbinden sich durch ein kleines Mittelstück (Quadratojugale) mit dem Suspensorialapparat des Unterkiefers (Fig. 72 *Qjg*). Ueber die formellen Verhältnisse der die Mundhöhle begrenzenden Knochen vergl. Fig. 72.

Das **Visceralskelet der Amphibien** unterliegt, abgesehen vom Unterkiefer, zahlreichen Variationen, doch haben wir uns die Grundform, wie sie uns im Larvenstadium (Fig. 73 **A**) entgegentritt, als aus fünf Spangenpaaren bestehend zu denken. Das vorderste Paar besteht aus dem in zwei Stücke (Fig. 73 **A** *HpH*, *KeH*) zerfallenden Hyoidbogen und darauf folgen nach hinten vier ächte Kiemenbogen, welche sich ebenfalls in je zwei Stücke (*Kebr I, II, Epbr I, II*) gliedern. Die zwei letzten, viel kleineren Stücke sind eingliederig (*Epbr III, IV*). Alle die genannten Bogenpaare werden in der Mittellinie durch ein einfaches oder zweigliederiges Copularstück verbunden (Fig. 73 **A** *Bbr I* und *Bbr II*). Nach Ablauf des Larvenstadiums, d. h. der

Kiemenathmung, schwinden die zwei hintersten Bogenpaare ganz, während die vorderen nach Lage und Form Veränderungen eingehen und mehr oder weniger stark verknöchern (Fig. 73 **B**, **C**).

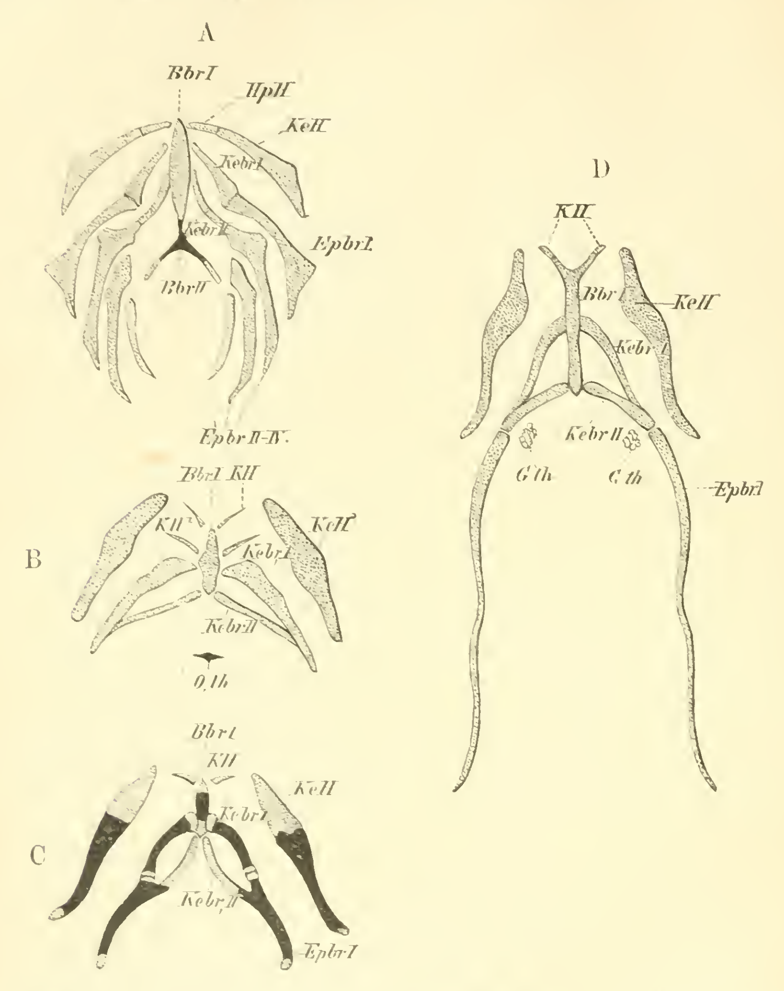


Fig. 73. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von Urodelen **A** Axolotl (Siredon pisciformis). **B** Salamandra maculosa **C** Triton cristatus. **D** Spelerpes fuscus.

Bbr I, II Erstes und zweites Basibranchiale, *KeII* Keratohyale, *HpII* Hypohyale, *Kebr I, II* erstes und zweites Keratobranchiale, *Epbr I—IV* erstes bis viertes Epibranchiale, *KII, KII*¹ vorderes und hinteres Paar der kleinen Zungenbeinhörner, *O,th* Os thyreoideum, *G,th* Glandula thyreoidea.

Bei der Gattung Spelerpes, die eine Schleuderzunge besitzt, wächst das laterale (dorsale) Stück des ersten ächten Kiemenbogens, das sog. Epibranchiale I, zu einem langen Knorpelfaden aus, der sich weit unter der Rückenhaut hin erstreckt (Fig. 73 **D**) (Wiedersheim).

Der Hyoid- und Branchialapparat erfährt bei Anuren eine bedeutende Rückbildung, und über das Verbleiben des Hyoman-

dibulare lässt sich so wenig als bei Urodelen etwas Sicheres aussagen. Es ist übrigens, wie oben schon erwähnt, nicht unmöglich, dass die Columella einem solchen entspricht. Während Vieles von dem Kiemenbogenapparat schwindet, fliessen die basalen Theile zu einer breiten, am Boden der Mundhöhle liegenden, knorpelig-knöchernen Platte zusammen. Die daran befindlichen Fortsätze entsprechen theils dem Hyoidbogen, dessen proximales Ende sich aussen an der Ohrkapsel befestigt, theils dem ersten bis vierten Kiemenbogen. Bezüglich der einzelnen Details verweise ich auf die Fig. 74.

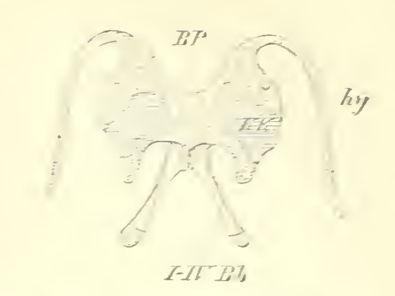


Fig. 74. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von Bombinator igneus. *BP* Basalplatte mit Kalkknorpel *KK*, *hy* Hyoid, *I—IV Bb* erster bis vierter Branchialbogen.

Auch die der Kohlenperiode angehörigen Stegocephalen besassen bereits dieselbe Kiemenbogenzahl, wie die heutigen Urodelenlarven, und es ist von Interesse, nachweisen zu können, dass auch jene schon eine Metamorphose durchliefen, d. h. dass sie es schon zur Lungenathmung brachten. Dies gilt z. B. für Branchiosaurus. Erst nach der Metamorphose kam es dann vollends zur vollkommenen Herausbildung des charakteristischen Hautpanzers, von dem die Larve nur die erste Anlage besass (Credner).

D. Reptilien.

So enge die verwandtschaftlichen Beziehungen sind, welche zwischen dem Schädel der Reptilien und demjenigen der Vögel bestehen, so gross ist die Kluft, welche ihn von demjenigen der Amphibien und der Säugethiere trennt.

Der knorpelige Primordialschädel wird, abgesehen von der Naso-Ethmoidalgegend, durch einen ausgedehnten, über das ganze Kopfskelet sich erstreckenden Verknöcherungsprocess zum grössten Theil zum Schwund gebracht. Nur bei Sauriern (zumal bei Hatteria) erhält er sich zuweilen noch in ziemlicher Ausdehnung; kurz, der Reptilienschädel macht im Grossen und Ganzen einen festen, starkknochigen, soliden Eindruck.

Die Schädelhöhle erstreckt sich bei Ophidiern und Amphisbänen interorbital bis nach vorne zur Ethmoidalgegend, bei Lacertiliern, Cheloniern und Crocodiliern dagegen, wo ein häutig-knorpeliges, von den Riechnerven durchzogenes Interorbitalseptum besteht, hört sie schon weit hinten auf (vergl. das Capitel über den Teleostierschädel, wo auf die hierbei in Betracht kommenden Grössenverhältnisse des Bulbus oculi verwiesen ist).

Der bei Fischen und Amphibien eine so grosse Rolle spielende Belegknochen am Dache der Mundhöhle, das Parasphenoid, beginnt zu verschwinden und an seiner Stelle figurirt an der Basis cranii eine Längsreihe knorpelig präformirter Knochen, die man als Basi-occipitale, Basi- und Praesphenoid unterscheiden kann. Im Gegensatz zu den Amphibien existirt zur Verbindung mit der Wirbelsäule nur

ein einziger, unpaarer Gelenkkopf, der übrigens, genau genommen, aus drei Theilen hervorgegangen zu denken ist.

Im Bereich des Schädeldaches entwickelt sich, ähnlich wie bei Teleostiern, ein reicher Knochen-Complex, dagegen treten die Trabecularmassen (Ali- und Orbitosphenoide) in postembryonaler Zeit sehr in den Hintergrund und werden wohl auch, wie z. B. bei Schlangen, z. Th. durch senkrecht absteigende Fortsätze der Stirn- und Scheitelbeine ersetzt.

Letztere sind nur bei Schildkröten paarig, bei allen übrigen Reptilien dagegen in postembryonaler Zeit unpaar[1]). Das schon bei Besprechung der fossilen Amphibienschädel erwähnte Parietalloch (Fig. 75 *Fp*) findet sich bei zahlreichen Sauriern, wie z. B. bei Lacerta und Anguis.

Bezüglich der topographischen Beziehungen der verschiedenen Knochen zu einander verweise ich auf die Fig. 75—78. Man wird daraus erkennen, dass sich hierin derselbe, uns von den Urodelen her schon bekannte Grundplan ausspricht. Neu hinzugetreten aber ist ein Postorbitale[2]), ein Lacrimale, ein das Scheitelbein mit dem Pterygoid verbindender schlanker Knochenstab, die sogenannte Columella (Epipterygoid), und endlich ein Os transversum, welches sich wie ein Strebepfeiler zwischen dem Maxillare und Pterygoid ausspannt (Fig. 75—79 *Ts*).

Zu der Fenestra ovalis der auch hier von mehreren Centra aus verknöchernden Gehörkapsel ist bei den Reptilien noch eine Fenestra rotunda getreten und in der Regel communicirt die Paukenhöhle durch eine Eustachische Röhre mit dem Cavum pharyngis. Als schallleitender Knochen dient die Columella auris, deren distaler Abschnitt aus dem obersten Ende des ersten mandibularen Kiemenbogens hervorgeht (Hyomandibulare)[3]).

Der Suspensorialapparat des Unterkiefers besteht einzig und allein aus dem Quadratum, welches dem Schädel nur lose anliegen (Ophidier[4]), Lacertilier) oder fest mit ihm verbunden sein kann (Hatteria, Chelonier, Chamaeleonten, Crocodilier).

Die Bezahnung ist durchweg eine kräftigere, wie bei Amphibien, können ausser den eigentlichen Kieferknochen auch noch die Gaumen- und Flügelbeine Zähne tragen (Fig. 76 *Pl*, *Pt*). Bürstenartige Sphenoidalzähne kommen bei Reptilien nicht mehr vor und die Chelonier sind sogar ganz zahnlos. Ihre Kieferknochen sind an ihrer freien Kante mit starken Hornscheiden überzogen.

Nur Hatteria unter allen recenten Reptilien besitzt auch einen bezahnten Vomer, allein es handelt sich jederseits nur noch um einen einzigen Zahn. Darin liegt der Hinweis auf uralte Verhältnisse, wie sie sich auch im gesammten übrigen Skelet jenes Thieres aussprechen (G. Baur).

1) Letzteres gilt auch für die Stirnbeine mancher Saurier und aller Crocodilier. Auch das Praemaxillare ist meistens unpaar.

2) Erwähnenswerth ist auch ein auf fossile Amphibienformen zurückweisender circumorbitaler Knochenring (Fig. 75 *O*, *O*).

3) Die Anlagerung der Columella auris an das obere Ende des Hyoidbogens ist erst secundär erworben.

4) Bei Schlangen (Fig. 76, 77 *Squ*, *Qu*) ist es nur indirect, d. h. mittelst des Squamosum, mit dem Schädel verbunden. Dabei springt es weit nach hinten aus und garantirt so, indem auch das Gelenkende des Unterkiefers entsprechend weit nach hinten reicht, eine sehr weite Mundspalte.

Fig. 75. Fig. 76.

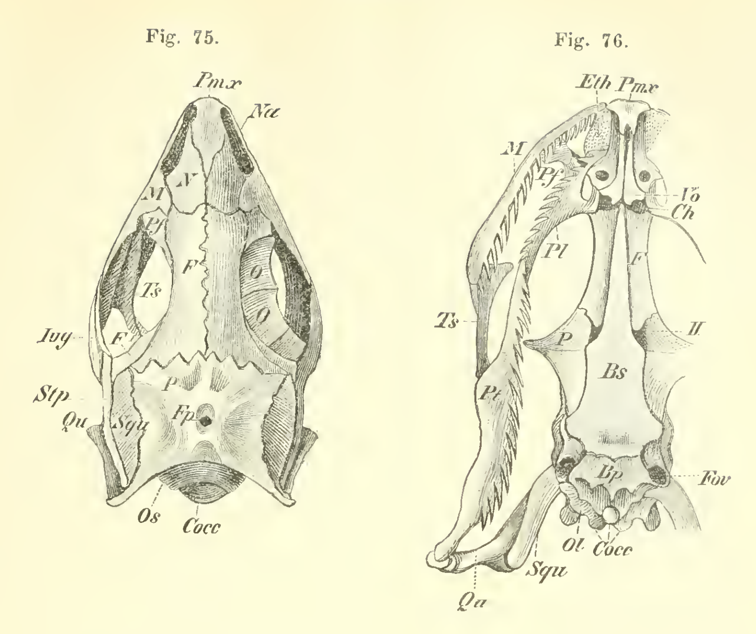


Fig. 77. Fig. 78.

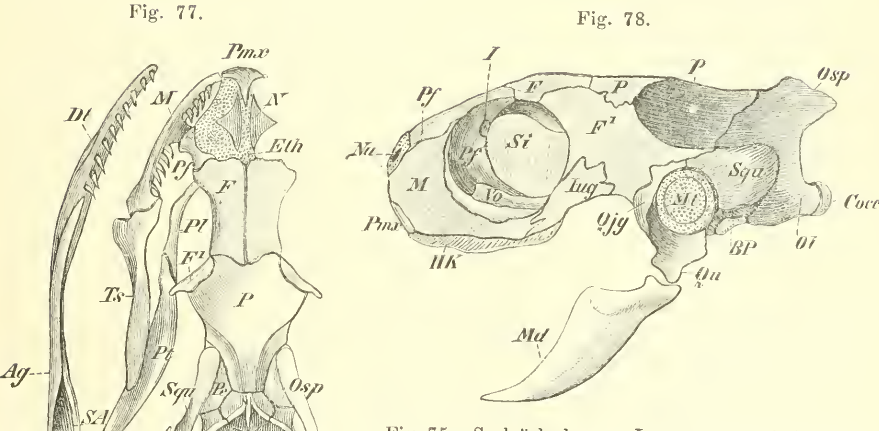


Fig. 75. Schädel von Lacerta agilis. Fig. 76, 77 Schädel von Tropidonotus natrix. *Cocc* Condylus occipitalis, *Os* und *Osp* Occipitale superius, *Ol* Occipitale laterale, *Fov* Fenestra ovalis, *Pe* Petrosum, *P* Parietale, *Fp* Foramen parietale, *F* Frontale, *F* ¹ Postorbitale, *Pf* Praefrontale, *Eth* Ethmoid, *N* Nasale, *Pmx* Praemaxillare, *M* Maxillare, *O, O* knöcherner Orbitalring (nur auf einer Seite dargestellt), *Bp* Basioccipitale, *Bs* Basisphenoid, *Ch* Choane, *Vo* Vomer, *Pl* Palatinum, *Pt* Pterygoid, *Ts* Os transversum, *Qu* Quadratum, *Squ* Squamosum, *Stp* Supratemporale, *Jug* Jugale, *Art* Articulare, *Ag* Angulare, *SA* Supraangulare, *Dt* Dentale, *II* Opticusloch.

Fig. 78. Schädel einer jungen Emys europaea. Seitliche Ansicht. *Cocc* Condyli occipitales, *Ol* Occipitale laterale, *Osp* Occipitale superius, welches hier einen Kamm erzeugt, *P* Parietale, *F* Frontale, *F* ¹ Postfrontale, *Pf* Praefrontale, welches sich stark am vorderen Abschluss der Augenhöhle betheiligt, *I* Eintrittsöffnung des N. olfactorius in die Nasenhöhle, *Si* Septum interorbitale, *Na* äussere Nasenöffnung, *M* Maxillare, *Pmx* Praemaxillare, *HK* Hornscheiden, *Vo* Vomer, *Jug* Jugale, *Qjg* Quadrato-jugale, *Qu* Quadratum, *Mt* Membrana tympani, *Squ* Squamosum, *Bp* Knorpelnaht zwischen Basioccipitale und Basisphenoid, *Md* Mandibula.

Der Pterygo-palatinbogen ist bei sämmtlichen Reptilien gut entwickelt; während er aber bei Ophidiern und Lacertiliern mehr oder weniger weit von der Basis cranii abgerückt und beweglich ist, erscheint er bei Cheloniern und noch viel mehr bei Crocodiliern derart basalwärts am Schädel gelagert, dass sich die Hälften beider Seiten ganz oder theilweise in der Mittellinie berühren. Indem nun auch noch die Gaumenfortsätze des Oberkiefers (Fig. 79 *M*) sich verbreitern und in der Mittellinie mit einander, beziehungsweise mit den Palatina (*Pl*) in Berührung treten, resultirt daraus — und dieser wichtige Vorgang tritt hier zum erstenmal am Wirbelthierschädel in die Erscheinung — ein von der eigentlichen (sphenoidalen) Schädelbasis sich abhebendes und diese von der Mundhöhle abschliessendes **zweites Dach** des Cavum oris. Der zwischen letzterem und der Basis cranii gelegene Hohlraum fällt in die Rückwärtsverlängerung der Nasenhöhle, welche dadurch schärfer von der Mundhöhle differenzirt erscheint und deren Choanen sich in Folge davon gewissermassen zu langen, erst weit hinten in der Regio basi-occipitalis ausmündenden Röhren ausdehnen. Vergl. Fig. 79, 83 und 84.

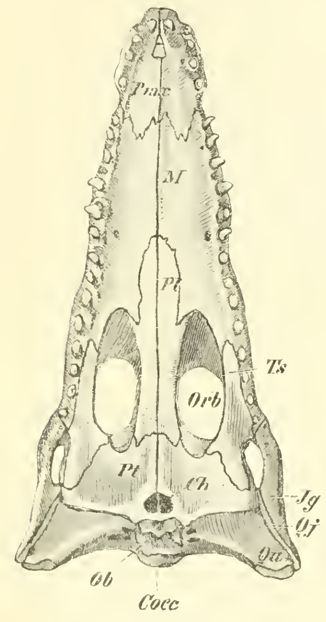


Fig. 79. Schädel eines jungen Crocodils, ventrale Ansicht. *Cocc* Condyli occipitales, *Ob* Occipitale basilare, *Ch* Choanen, *Pt* Pterygoid, *Orb* Orbita, *Pl* Palatinum, *M* Processus palatinus des Maxillare, *Pmx* Praemaxillare, *Ts* Os transversum, *Jg* Jugale, *Qj* Quadrato-jugale, *Qu* Quadratum.

Bei Crocodiliern werden die Oeffnungen der letzteren von den Pterygoiden umschlossen, bei Cheloniern dagegen liegen sie noch vor denselben am Zusammenstoss des Vomers und der Palatina. Es sind also hier die Flügelbeine in die Begrenzung des Nasen-Rachenganges noch nicht mit einbezogen, und letzteres gilt auch für die fossilen Stammväter der Crocodilier, für Belodon und Teleosaurus.

Im Bereich des Unterkiefers entsteht eine ganze Anzahl von Knochen, so z. B. ein Dentale, Angulare, Supraangulare, Articulare etc. (Fig. 77 *Dt*, *Ag*, *SA*, *Art*).

Der Branchialapparat spielt, entsprechend der ohne Kiemenathmung verlaufenden Entwicklung der Reptilien, keine grosse Rolle und bildet sich oft bis auf minimale Spuren zurück, so dass z. B. bei Schlangen nur noch die Hyoide — und auch diese nicht immer — übrig bleiben. Bei Schildkröten persistirt auch noch eine Copula, sowie der erste Kiemenbogen.

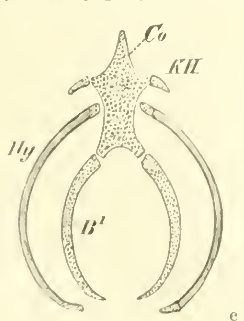


Fig. 80. Kiemenbogenapparat von Emys europaea. *Co* Copula, mit anhängenden kleinen Hörnern (*KH*), *Hy* Hyoid- und B^1 erster Kiemenbogen.

E. Vögel.

Wie ich oben schon auseinandergesetzt habe, steht der Vogelschädel in den nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu demjenigen der Reptilien, zumal zu dem der Lacertilier. Trotzdem bestehen

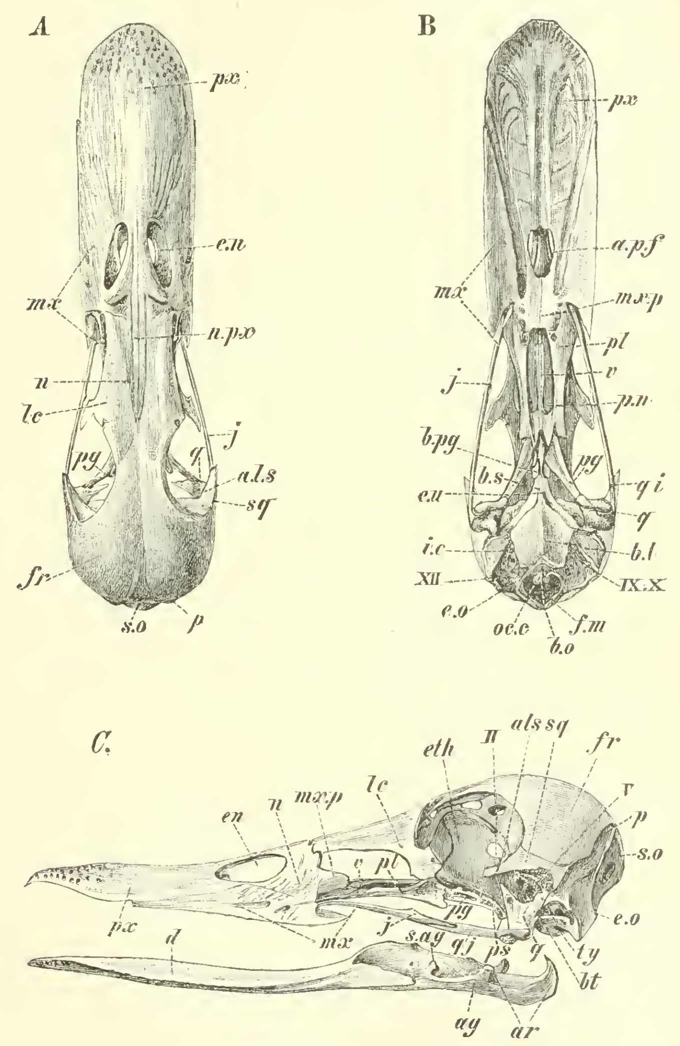


Fig. 81. Kopfskelet der Ente, **A** von oben, **B** von unten, **C** von der Seite. Nach einem Präparat von W. K. Parker. *als* Alisphenoid, *ag* Angulare, *ar* Articulare, *a.p.f* Foramen palatinum anterius, *b.t* Basitemporale, *b.o* Basioccipitale, *b.pg* Basipterygoid, *b.s* Basisphenoid, *d* Dentale, *e.n* Apertura nasalis externa, *eth* Ethmoid, *e.o* exoccipitale, *e.u* Oeffnung der Eustachischen Röhre, *fr* Frontale, *f.m* Foramen magnum, *i.c* Loch für die A. carotis interna, *j* Jugale, *lc* Lacrimale, *mxp* Processus palatinus ossis maxillae, *mx* Maxilla, *n* Nasale, *n.px* Processus nasalis ossis praemaxillaris, *px* Praemaxillare, *p* Parietale, *p.s* Praesphenoid, *pg* Pterygoid, *pl* Palatinum, *p.n* Apertura nasalis posterior (Choanen), *q* Quadratum, *qj* Quadrato-jugale, *sq* Squamosum, *s.o* Supraoccipitale, *ty* Cavum tympani, *v* Vomer, *II* Oeffnung für den N. opticus, *V*, *IX*, *X*, *XII* desgleichen für den Trigeminus, Glossopharyngeus, Vagus und Hypoglossus.

zwischen beiden gewisse Unterschiede, die besonders hervorgehoben zu werden verdienen.

Vor Allem zeigt die Hirnkapsel, entsprechend dem auf höherer Stufe stehenden Gehirn, eine grössere Geräumigkeit. Die in schroffem Gegensatz zu den Reptilien eine zarte, spongiöse („pneumatische“) Structur besitzenden Knochen zeigen das Bestreben, unter Verstreichung der Nähte, zu einer einheitlichen Masse zusammenfliessen [1]) (Fig. 81 **A, C**).

Der Condylus occipitalis liegt nicht mehr an der hinteren Circumferenz des Schädels, d. h. nicht mehr in der axialen Verlängerung der Wirbelsäule, sondern ist mehr nach abwärts und vorwärts an die Schädelbasis gerückt, so dass die Kopflängsaxe von der Axe der Wirbelsäule wie abgeknickt erscheint, ein Verhalten, das bei gewissen Säugern noch stärker hervortritt.

Die in der Trabecularzone liegenden Orbito- und Alisphenoide kommen zu besserer Entwicklung als bei Lacertiliern. Das Quadratum ist mit dem Cranium beweglich verbunden. Zwischen der zarten Pterygopalatinspange einer-, sowie dem unpaaren, inconstanten Vomer andrerseits können die mannigfachsten Verbindungen, bis zum vollständigen Zusammenfluss, existiren. Von einem Palatum durum im Sinne der Crocodilier kann, da die Palatinbögen mehr oder weniger weit in der Mittellinie von einander getrennt bleiben, keine Rede sein. Die Choanen liegen stets zwischen Vomer und Palatinum.

Ueber die zarte Jochbrücke zwischen **Maxilla** und **Quadratum**, sowie über die Lagebeziehungen der übrigen Knochen zu einander vergl. die Fig. 81.

Was ich beim Reptilienschädel bezüglich der aus verschiedenen otischen Knochencentra zusammengesetzten Gehörkapsel gesagt habe, gilt auch hier, und ebenso verhält es sich mit den Fenstern der Paukenhöhle und den Eustachischen Röhren, nur dass die beiden letzteren durch eine gemeinsame Oeffnung am Schädelgrund ausmünden. Inwieweit der Stapes resp. die Columella mit dem schallleitenden Apparat der Reptilien homologisirbar ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Einzig und allein in der Nasenhöhle, deren morphologische Verhältnisse uns beim Geruchsorgan wieder beschäftigen werden, bleiben grössere Knorpelmassen das ganze Leben bestehen.

Dass der Vogelschädel früher bezahnt war, beweisen die fossilen Vögel der Jura- und Kreideperiode (Fig. 82). Die Vögel des Tertiärs besassen schon keine Zähne mehr und, wie es scheint, legen sich solche auch ontogenetisch bei keinem recenten Vogel mehr an.

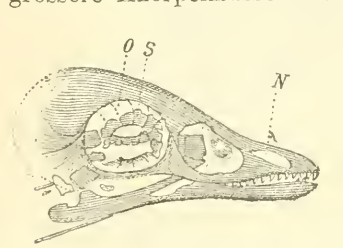


Fig. 82. Kopf des Archaeopteryx lithogr. Nach Dames.

Jede ursprünglich aus einer grösseren Zahl von Knochen sich anlegende Unterkieferhälfte zeigt in postembryonaler Zeit einen durchaus einheitlichen Charakter und verwächst am Vorderende synostotisch mit ihrem Gegenstück. Dazu tritt

1) Eine Ausnahme hiervon macht der Pinguinschädel und auch der Straussenschädel weist in dieser Beziehung auf primitive Verhältnisse zurück. Der Archaeopteryx verhielt sich hierin schon wie die recenten Vögel.

noch die einen theilweisen Ersatz für die fehlenden Zähne liefernde hornige Schnabelscheide, und diese überzieht auch den Zwischenkiefer.

Das Visceralskelet bildet sich stark zurück, der erste Kiemenbogen aber persistirt nicht nur, sondern kann (Spechte) zu einer ausserordentlich langen, den ganzen Schädel von hinten und oben umgreifenden Spange auswachsen. Die Copularia existiren in Form eines Basihyale und Basibranchiale I und II. Ersteres bildet, in die Zunge eingebettet, deren festes Substrat, das Os entoglossum.

F. Säuger.

Hier handelt es sich um eine viel innigere Verbindung zwischen dem cranialen und visceralen Schädelabschnitt, als dies bei den bis jetzt betrachteten Wir-

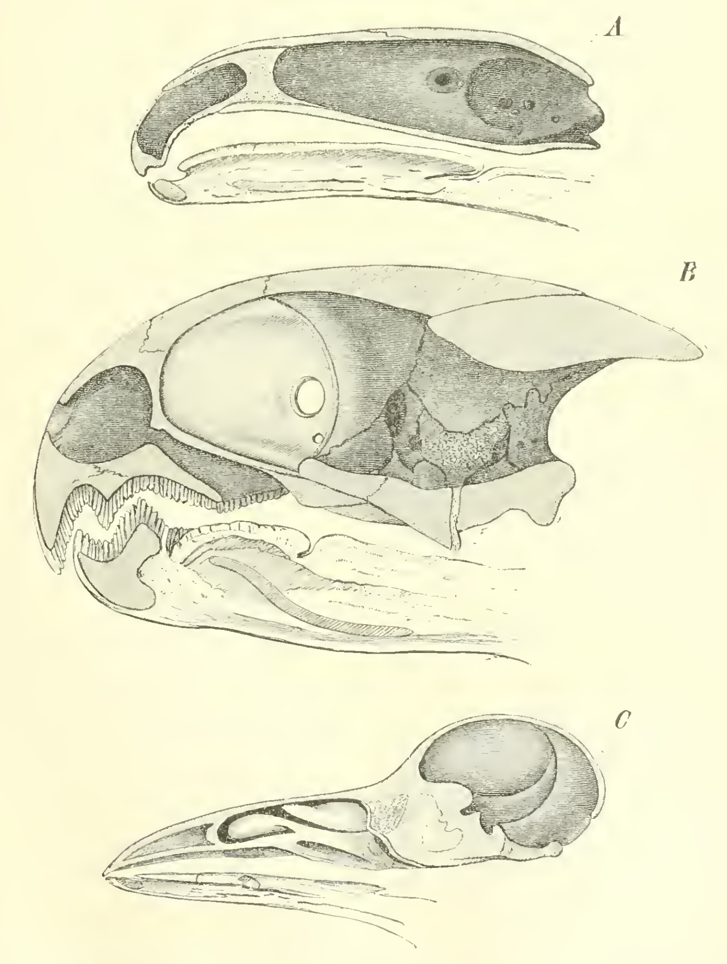


Fig. 83. Medianschnitte durch den Kopf von Salamandra macul. (**A**), Chelonia midas (**B**) und von Corvus corone (**C**). Man beachte das Verhältniss des Craniums zur Nasenhöhle.

belthieren der Fall ist. Beide erscheinen nach vollendeter Entwicklung, abgesehen vom mandibularen Bogen, wie aus einem Guss und bei den höchsten Typen, wie z. B. beim Menschen, stellt man den sogen. **Gesichtsschädel (Facies)** dem **Hirnschädel (Cranium)** gegenüber. Beide gehen derartige Lagebeziehungen zu einander ein, dass der erstere, je höher man in der Reihe der Säugethiere emporsteigt, immer mehr an die untere (basale) Seite des letzteren zu liegen kommt, so dass man also bei den höchsten Formen bezüglich der gegenseitigen Lagerung nicht sowohl mehr von einem **Vorne** und **Hinten,** als von einem **Unten** und **Oben** reden kann. Dabei tritt der Gesichtsschädel, als der vegetativen Sphäre angehörend, bei dem höchsten Typus, dem Menschen, gegenüber dem grossen, auf eine hohe geistige Stufe hinweisenden Hirnschädel stark in den Hintergrund, und zugleich ist die Abknickung der Schädelbasis von der Axe der Wirbelsäule noch viel weiter gediehen, als dies bei den Vögeln zu constatiren war.

Die Schädelbasis, zusammt der ganzen Ethmoidalgegend, ist wie bei Reptilien und Vögeln, knorpelig präformirt, während sich die Schädeldecken direct in einer häutig-fibrösen Grundlage entwickeln.

Wie überall, so begegnet man auch am Säugethierschädel im Bereich des Hinterhaupts verschiedenen Knochencentra, einem Supra- und Basioccipitale, sowie den die Gelenkhöcker tragenden Occipitalia lateralia. Die Condyli occipitales sind also hier paarig.

Nach vorne vom Basi-occipitale folgt, den Schädelgrund bildend, ein Basi- und Praesphenoid mit flügelartigen Anhängen, die man als Alae majores (Alisphenoide) und minores (Orbitosphenoide) bezeichnet. Während beide eine mehr oder weniger hori-

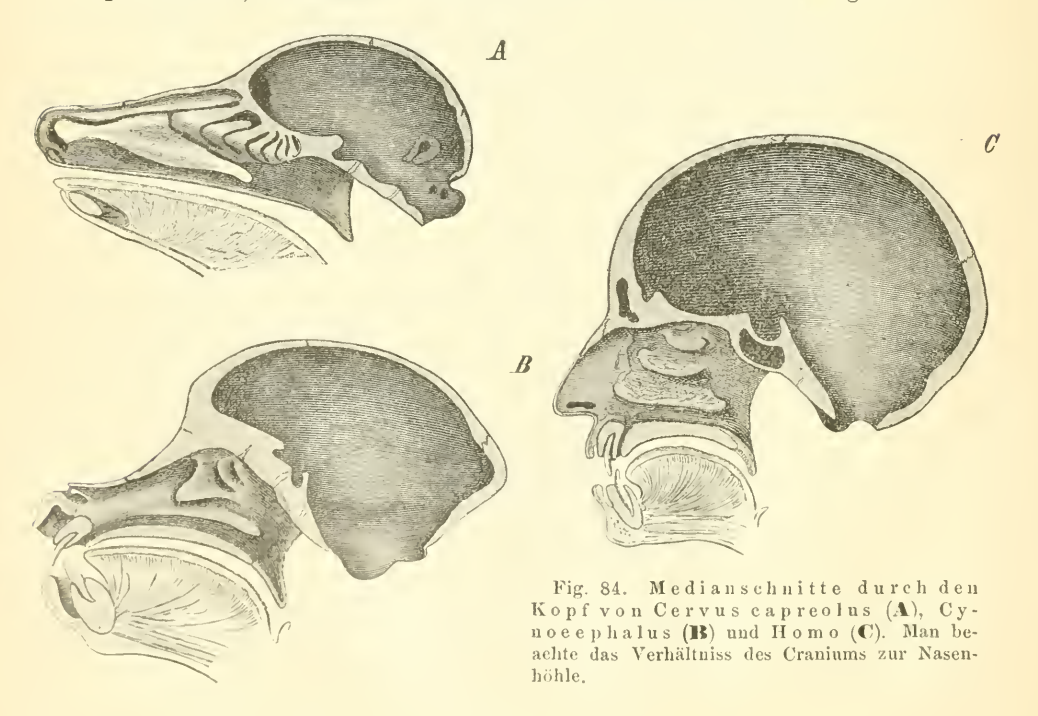


Fig. 84. Medianschnitte durch den Kopf von Cervus capreolus (**A**), Cynocephalus (**B**) und Homo (**C**). Man beachte das Verhältniss des Craniums zur Nasenhöhle.

zontale Lage besitzen und sich so an der Bildung der „Schädelgruben" und der seitlichen Schädelwand betheiligen, erstreckt sich ein unter dem Namen des Processus pterygoideus bekannter Fortsatz senkrecht nach abwärts und verschmilzt hier mit dem selbständig entstehenden Os pterygoideum (Fig. 85 **B** — **D**). Letzteres vereinigt sich mit dem Gaumenbein zum Pterygo-palatinbogen.

Dem Praesphenoid laufen vorne die Stirnbeine entgegen, und indem sie einen Theil des Ethmoids, d. h. die vom Riechnerven durchbohrte Lamina cribrosa, zwischen sich fassen, wird der vordere Abschluss des Craniums zu Stande gebracht.

In der Gegend der Gehörkapsel treten auch hier wie überall mehrere Ossificationscentren auf, welche man als Pars epiotica (mastoidea), opisthotica und prootica (petrosa) unterscheidet. Alle drei, namentlich die letztgenannte, betheiligen sich am Aufbau des Schädelgrundes. Dazu treten aber noch von aussen her zwei Belegknochen, das Squamosum und der Annulus tympanicus[1]), welcher, bei höheren Typen röhrenartig auswachsend, die Pars ossea des äusseren Gehörganges bildet. Aus der Vereinigung aller dieser fünf Knochen — und sie unterbleibt nur bei Marsupialiern — bildet sich das Schläfenbein (Os temporis) im Sinne der menschlichen Anatomie.

Die so gebildete Schädelbasis wird von dem oben schon erwähnten Supraoccipitale, dem Interparietale, dem Parietale und dem paarigen oder unpaaren Frontale überlagert.

Letzteres kann Hörner und Geweihe tragen, wobei es in sogenannte Stirnzapfen auswächst, welche die betreffende Hautpartie erheben. Zwischen letzterer und den Zapfen bildet sich eine Hautverknöcherung, welche mit den Stirnzapfen verwächst, nach Abschluss ihres Wachsthums vertrocknet und nach vollendeter Brunst sich löst. Erst im Miocän beginnt die Scheidung von Geweih- und Hornträgern, d. h. vor jener Periode waren Hirsche und Antilopen noch nicht von einander zu unterscheiden.

Beim Nasenskelet, dessen Höhle mit lufthohlen Räumen benachbarter Knochen in Verbindung stehen kann (vergl. das Geruchsorgan), spielen Muschelbildungen resp. das Siebbeinlabyrinth eine grosse Rolle. Dazu kommt eine von der Lamina cribrosa, d. h. von der vorderen Vereinigungsstelle der Trabekel auswachsende senkrechte, knorpelige Platte (Mesethmoid), welche die Nasenhöhle in zwei Hälften theilt. Auf ihr bildet sich als Belegknochen der ursprünglich paarige Vomer. Nur im Bereich der Nasenscheidewand und der äusseren Nase erhalten sich zeitlebens knorpelige Theile, die sogen. Alinasal- und Aliseptalknorpel. Die nie knorpelig präformirten Oberkieferhälften, zwischen die sich von vorne her das die oberen Schneidezähne tragende Praemaxillare einkeilt, bilden den Grundstock des Gesichtsschädels und betheiligen sich in ausgedehntester Weise an der Umschliessung des Cavum nasale. Sie erzeugen horizontale Gaumenfortsätze, welche ebenso wie diejenigen des weiter rückwärts liegenden Os palatinum in der Mittellinie zusammenschliessen und so, unter Trennung der Nasen- und Mundhöhle, ein Palatum durum zu Stande bringen.

---

1) Bezüglich der specielleren Verhältnisse, namentlich hinsichtlich der sogen. Bulla tympanica verweise ich auf mein Lehrbuch der vergl. Anatomie.

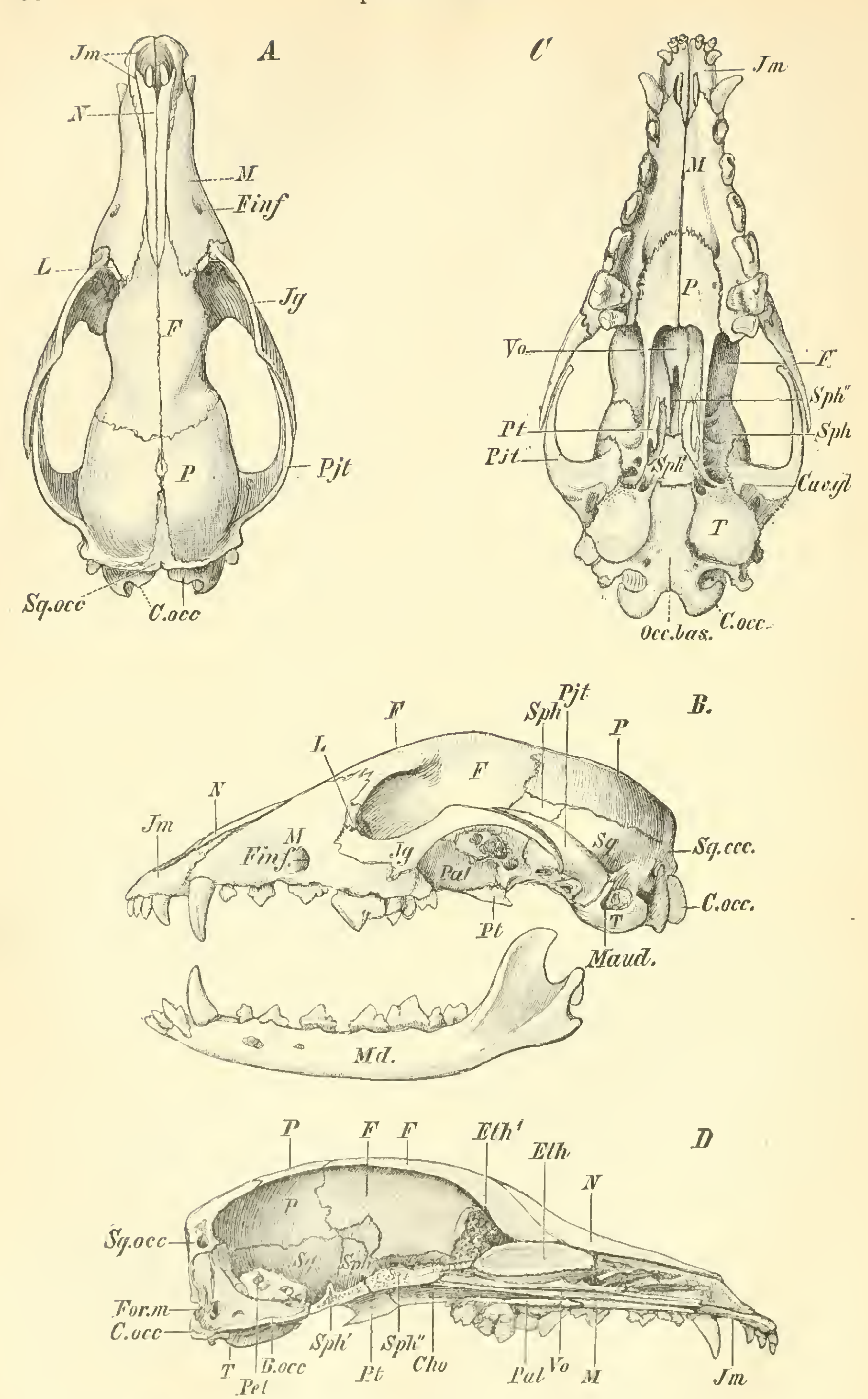


Fig. 85. Kopfskelet vom Windhund. **A** von oben, **B** von der Seite, **C** von unten, **D** im Medianschnitt, von der Schädelhöhle aus gesehen.

Jm Os intermaxillare, *N* Os nasale, *M* Maxillare mit dem Foramen infraorbitale (Finf), *Jg* Jugale, *Pjt* Processus jugalis ossis temporis, *L* Lacrimale mit dem Canalis lacrimalis, *P* Parietale, *Sq.occ* Squama ossis occipitis (Supraoccipitale), *Cocc* Condyli occipitales (Occipitale laterale), *B.occ* Basioccipitale, *Pal* Palatinum, *Pt* Pterygoid, *Sph* Alisphenoid, *Sph*¹ Basisphenoid, *Sph*² Praesphenoid, *Sq* Squama temporis, *Maud* Meatus auditorius externus, *T* Tympanicum, *For.m* Foramen occipitale magnum, *Pet* Petrosum, *Cho* Choanen, *Vo* Vomer, *Eth* Lamina perpendicularis ossis ethmoidei, *Eth*¹ Lamina cribrosa ossis ethmoidei, *Cav.gl* Cavitas glenoidalis für den Unterkiefer.

In seltenen Fällen (Edentaten, Cetaceen) betheiligen sich daran auch noch die Pterygoide. Bei Echidna, Dasypus, Myrmecophaga und gewissen Cetaceen kann das Palatum durum eine ausserordentliche Länge erreichen, so dass die Choanen sehr weit nach hinten zu liegen kommen.

In der Wangengegend sind in der Regel (nur die Edentaten machen eine Ausnahme) die Maxillaria durch ein Jugale mit einem

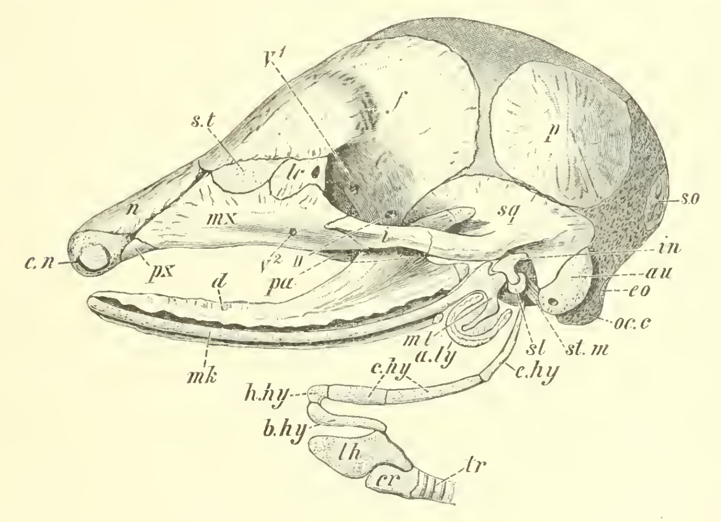


Fig. 86. Kopfskelet von Tatusia (Dasypus) hybrida, nach einem Präparat von W. K. Parker. Die knorpeligen Partieen sind punktirt.

a.ty Annulus tympanicus, *b.hy* Basihyale, *h.hy* Hypohyale, *c.hy* Keratohyale, *e.hy* Epihyale, *tr* Trachea, *cr* Cartilago cricoidea, *th* Cartilago thyreoidea, *mk* Cartilago Meckelii, *d* Dentale, *ml* Malleus, *in* Incus, *st.m* Musculus stapedius, *st* Stapes, *au* Gehörkapsel, *oc.c* Condylus occipitalis, *eo* Exoccipitale, *s.o* Supraoccipitale, *sq* Squamosum, *p* Parietale, *i* Jugale, *pa* Palatinum, *f* Frontale, *lc* Lacrymale, *mx* Maxillare, *s.t* knorpeliges Nasenskelet (Gegend der oberen Muschel), *n* Nasale, *px* Praemaxillare, *e.n* Apertura nasalis externa, V^1, V^2 erster und zweiter Ast des *N.* trigeminus, *II* Oeffnung für den Austritt des N. opticus.

Fortsatze des Squamosum verbunden. Häufig (Einhufer, Wiederkäuer, Primaten) verbindet sich dasselbe auch mit dem Stirnbein, wodurch die Augenhöhle von der Fossa temporalis bis auf einen kleinen Schlitz (Fissura orbitalis inferior) abgeschlossen wird.

Ueber den Verbleib des Quadratums im Säugethierschädel sind die Ansichten noch sehr getheilt, und es lässt sich noch nicht sicher entscheiden, ob demselben der oben schon erwähnte Processus zygomaticus des Squamosum, d. h. der Schläfenschuppe, entspricht, oder nicht. Ist dies

der Fall, so sieht man sich der Schwierigkeit enthoben, das Unterkiefergelenk der Säugethiere als eine besondere, dem betreffenden Gelenk aller übrigen Vertebraten nicht homologe Bildung erklären zu müssen, d. h. es würde sich dann durchweg um eine Articulatio quadrato-mandibularis resp. quadrato-articularis handeln.

Die Entscheidung dieser Frage ist auch für die morphologische Beurtheilung der schallleitenden Gehörknöchelchen von grosser Bedeutung, und indem ich auf ihre Entwicklungsgeschichte hiermit etwas eingehe, lasse ich zugleich eine Schilderung des Visceralskeletes des Säugethierschädels im allgemeinen folgen.

Das proximale Ende des ersten (mandibularen) Kiemenbogens schnürt sich in embryonaler Zeit zweimal ab. Aus dem ersten Stück entsteht der Amboss, aus dem zweiten der Hammer; der übrig bleibende lange Rest ist der Meckel'sche Knorpel Letzterer, auf welchem sich der Unterkiefer als Belegknochen (Dentale) bildet, ist auf der Figur 86 mit dem Hammer noch in voller Verbindung. Das dritte Gehörknöchelchen, der Steigbügel, besteht aus einer Platte, welche sich aus der Substanz der knorpeligen Gehörkapsel herausschnürt, und aus einem bogen- oder bügelförmigen Stück, das seinen Ursprung aus dem obersten Ende des Hyoidbogens nimmt. Alle drei Gehörknöchelchen spannen sich als eine in ihren Gliedern gelenkig verbundene Kette durch die Paukenhöhle hindurch, wobei sich der Hammer dem Trommelfell und der Steigbügel der Fenestra ovalis anlegt (vergl. das Gehörorgan).

Der Hyoidbogen verbindet sich nach Abschnürung des Stapesbogens proximalwärts mit dem Boden der Ohrkapsel und distalwärts mit dem dritten Visceral- d. h. mit dem ersten, eigentlichen Kiemenbogen. Die dazwischen liegende Strecke, anfangs knorpelig, kann ganz oder theilweise verknöchern, wird aber meistens fibrös oder ganz rudimentär. Das proximale Ende wird zum Processus styloideus des Felsenbeins, das distale zu den kleinen Hörnern des Zungenbeins. Letzeres baut sich im übrigen auf aus einem Mittelstück (Corpus) und den nach hinten davon abgehenden sog. grossen Hörnern. Jenes ist also als ein Basi-branchiale aufzufassen, während diese dem dazu gehörigen ersten Branchialbogen entsprechen. Der ganze so gestaltete Zungenbeinapparat tritt durch eine Membran (Ligt. thyreo-hyoideum) in Verbindung mit dem oberen Rande des Kehlkopfes, dessen Schildknorpel im Blastem des IV. Visceralbogens entsteht (Fig. 86).

Bei den Säugern sind die Zähne auf die Maxillaria, Praemaxillaria und den Unterkiefer beschränkt. Sie unterliegen nach Zahl, Form und Grösse starken Differenzen, die uns in dem Capitel über den Tractus intestinalis noch einmal beschäftigen werden.

Literatur.

F. Ahlborn. *Ueber die Segmentation des Wirbelthierkörpers. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XL.* 1884.

G. Baur. *Ueber das Quadratum der Säugethiere. Biol. Centralbl. Bd. VI.* 1887.

A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mitth. a. d. Zoolog. Station zu Neapel. Bd. III und die folg.*

E. Dursy. *Entw.-Gesch. des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. Tübingen* 1869.

A. Froriep. *Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskeletes. Anat. Anz. II. Jahrg.* 1887.

C Gegenbaur. *Unters. z. vergl. Anatomie der Wirbelthiere. III. H. Das Kopfskelet der Selachier. Leipzig* 1872.

Derselbe. Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletes. Morpholog. Jahrb. Bd. XIII. 1888.

Hallmann. *Die vergl. Anatomie des Schläfenbeins.* 1837.

O. Hertwig. *Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat. Vol. XI. Suppl.-H.* 1874.

A. Milnes Marshall. *The segmental value of the cranial nerves. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XVI.*

Derselbe. On the head cavities and associated nerves in Elasmobranchs. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XXI. In's Deutsche übers. von B. Vetter. Stuttgart 1879. (*Umfasst sämmtl. Wirbelthierklassen.*)

J. Müller. *Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin* 1834—1845.

W. K. Parker. *Vergl. dessen zahlreiche, auf alle Wirbelthierklassen sich erstreckende Schriften in den „Transactions of the Royal — Linnean — and Zoological Society" der letzten* 25 *Jahre.*

W. K. Parker *und* **G. T. Bettany.** *Die Morphologie des Schädels.*

W. Salensky. *Beitr. z. Entw.-Geschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugethieren. Morph. Jahrb. Bd. VI.*

R. Wiedersheim. *Salamandrina perspicillata etc. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua* 1875.

Derselbe. Das Kopfskelet der Urodelen. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877.

Derselbe. Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

J. W. van Wijhe. *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam* 1882.

---

6. Gliedmassen.

Die Gliedmassen oder Extremitäten, welche Appendicular-Organe des Stammes darstellen, fungiren in erster Linie als Stütz- und Bewegungsorgane, können aber auch zu Greifwerkzeugen umgebildet sein. Sie zerfallen in unpaare und paarige, und beide sind bezüglich ihrer Entwicklung gerade bei jener primitiven Fischgruppe, von der wir auch bei der Betrachtung des Kopfskeletes auszugehen hatten, nämlich bei den Selachiern, in den letzten Jahren aufs genaueste bekannt geworden. Es handelt sich hier nämlich um das Auftreten gewisser Hautfalten, einer unpaaren dorsalen und einer paarigen seitlichen (Fig. 87 **A** *D, SS*). Was zunächst die letztere betrifft, so entsteht sie, wie Dohrn gezeigt hat, jederseits hinter der letzten Kiemenspalte und zieht von hier aus der Art nach rückwärts, dass sie sich allmählich auf die Ventralfläche begiebt und, mit ihrem Gegenstück verschmelzend, schwanzwärts fortläuft, bis sie schliesslich in die unpaare dorsale Falte umbiegt. Aus jener lateralen Falte entstehen nun die paarigen Gliedmassen, d. h. die Brust- und Bauchflosse (Fig. 87 **B** *BrF* und *BF*), dadurch, dass aus den betreffenden Körpermetameren je zwei Muskelknospen aussprossen, welche sich später abschnüren und wovon sich jede wieder in ein dorsales und ein ventrales Bündel spaltet. Zwischen den beiden entsteht je ein Knorpelstrahl und dazu gesellt sich der zugehörige Nerv. Später kommt es dann an derjenigen Stelle der Seitenfalten, wo die Brust- und Bauchflosse sich bildet, zu lappigen Verbreiterungen (Fig. 87 **B**), und da diese stets eine grössere Anzahl von Muskelknospen, Knorpelstrahlen und Nerven in convergirender Richtung in sich vereinigen, so kann man die Extremitäten für ur-

sprüngich **metamere Bildungen** erklären und die Seitenfalten in metamerisch getrennte Fortsätze der Segmente auflösen [1]).

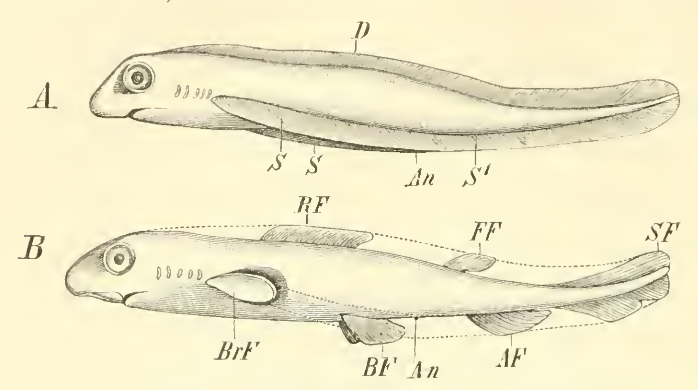


Fig. 87. Schematische Darstellung der Entwicklung der paarigen und unpaaren Flossen.

A Die noch continuirliche Seiten- und Rückenfalte, *S S*, *D*. S^1 bezeichnet die Stelle, wo die Seitenfalte hinter dem After (*An*) ventralwärts verläuft.

B Die definitiven Flossen. *RF* Rücken-, *BrF* Brust-, *BF* Bauch- oder Beckenflosse, *AF* Anal-, *SF* Schwanz-, *FF* Fettflosse, *An* After.

Eine wesentliche Stütze erhält diese Anschauung dadurch, dass auch die zwischen Brust- und Bauchflossen liegenden Metameren, genau wie die für die Flossenmuskulatur in Betracht kommenden Myotome, in embryonaler Zeit je zwei Muskelknospen produciren, die aber im Laufe der Entwicklung wieder zu Grunde gehen.

a) Unpaare Gliedmassen.

Die oben besprochene dorsale und ventrale Hautfalte kann entweder in voller Ausdehnung erhalten bleiben, oder es tritt insofern ein Reductionsprocess ein, als nur gewisse Stellen persistiren, weiter auswachsen und so das darstellen, was man mit Rücken-, Fett-, Schwanz- und Afterflosse bezeichnet (Fig. 87 **B**). Zu ihnen treten nicht nur Muskeln und Nerven, sondern auch knorpelige oder knöcherne Skeletstücke, sogenannte Flossenträger, in Beziehung. Letztere entwickeln sich durchaus selbständig und gehen mit dem Axenskelet, d. h. der Wirbelsäule, erst secundär eine Verbindung ein. Diese gestaltet sich bei der Schwanzflosse, die das wichtigste Locomotionsorgan des Fisches darstellt, zu einer besonders festen und innigen.

Jene Flossenträger liegen in der Regel mehr an der basalen, dem Körper ansitzenden Partie der Flosse, während deren grössere Abtheilung von dicht nebeneinanderliegenden Hornfäden eingenommen wird. Dadurch — und dasselbe gilt auch für die paarigen Flossen der Selachier — kommt es zu einer bedeutenden Flächenvergrösserung der betreffenden Organe.

1) Diese Befunde DOHRN's haben in neuester Zeit von Seiten VAN BEMMELEN's, welcher seine Untersuchungen an Schlangen-Embryonen anstellte, eine Bestätigung erfahren.

Dem Amphioxus und den Cyclostomen kommen nur unpaare Flossen zu, allein es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Rundmäuler früher auch paarige besassen, die allmählich eine Rückbildung erfahren haben (DOHRN).

Spuren der unpaaren Gliedmassen trifft man auch noch bei **Amphibien**, und zwar entweder zeitlebens (Ichthyoden und manche Salamandrinen) oder nur in der Larvenperiode (Urodelen, Gymnophionen). Sie bestehen hier aus einem continuirlichen, namentlich bei Tritonen während der Fortpflanzungszeit stark entwickelten Hautsaum am ventralen und dorsalen Umfang des Schwanzes, der sich auch noch über den ganzen Rücken in Form eines Kammes bis gegen den Kopf verlängern kann. Es muss jedoch als Hauptunterschied von den entsprechenden Gebilden der Fische scharf hervorgehoben werden, dass bei Amphibien nie feste, weder vom Innen-, noch vom Aussenskelet gelieferte Elemente in jenen Hautsaum eingehen. Ob bei Reptilien auch noch Spuren von unpaaren Gliedmassen vorkommen, muss dahingestellt bleiben, und was bei höheren Thierformen (Cetaceen) daran erinnern könnte, ist als secundär erworben aufzufassen.

b) Paarige Gliedmassen.

Sie sind an kein bestimmtes Körpersegment gebunden, sondern zeigen sowohl in ihren Lagebeziehungen zum Rumpf, als auch bezüglich der in sie eintretenden Zahl von Nerven ein äusserst schwankendes Verhalten.

An der vorderen, wie an der hinteren Extremität unterscheidet man einen dem Rumpf angelagerten, centralen, spangenartigen Abschnitt, d. h. einen **Schulter-** und **Beckengürtel**. Jeder dieser beiden zerfällt in einen dorsalen und in einen ventralen Abschnitt, und auf der Grenze zwischen beiden befindet sich die vom Rumpfe abstehende, **freie Extremität** (Fig. 88 *Sd, Sv, F*).

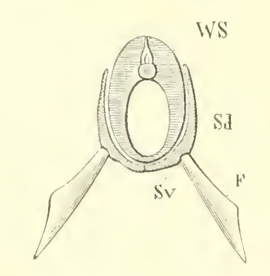


Fig. 88. Schematische Darstellung des Schultergürtels und der Brustflosse. *WS* Wirbelsäule, *Sd*, *Sv* dorsales und ventrales Stück des Schulterbogens, *F* freie Extremität (Brustflosse).

Ueber die Urgeschichte der beiden Extremitätengürtel lässt sich bis jetzt noch nichts Sicheres aussagen, denn auch die s. Z. von GEGENBAUR aufgestellte Ansicht, dass es sich beim Schultergürtel um einen umgewandelten Kiemenbogen handle, ist, seitdem sich die „Archipterygiumtheorie" als unhaltbar erwiesen hat, mehr als zweifelhaft geworden.

Hier sind also weitere Untersuchungen abzuwarten, und bis dahin kann auch die Frage, inwieweit die beiden Extremitätengürtel parallelisirt werden können, keine durchaus sichere Beantwortung erfahren. Gleichwohl aber lässt sich jetzt schon auf Grund ontogenetischer Erfahrungen mit einem grossen Grad von Wahrscheinlichkeit behaupten, dass es sich zwischen beiden nicht um homologe, sondern nur um homodyname Verhältnisse handelt; ja vielleicht ist ein directer Vergleich dabei überhaupt ausgeschlossen. (Vergl. das Dipnoër-Becken.)

Schultergürtel.

Fische.

Bei **Amphioxus** und den **Cyclostomen** fehlt mit den paarigen Gliedmassen auch ein Becken- und Schultergürtel. Bei **Selachiern** handelt es sich um einen ventral durch hyaline oder fibröse Masse, geschlossenen, höchst einfachen Knorpelbogen, der auch bei **Ganoiden-** und **Teleostier-**Embryonen in ganz homologer Weise auftritt.

Später aber entwickelt sich in diesem Bereich bei den beiden letztgenannten Fischgruppen, und zwar vom Perichondrium ausgehend, eine Reihe knöcherner Gebilde, so dass man jetzt einen secundären oder knöchernen Schultergürtel dem primären oder knorpeligen gegenüberstellen kann.

Die freie Extremität, die Flosse, verbindet sich mit der hinteren, äusseren Circumferenz des Schultergürtels, und so kann man, von dieser Stelle ausgehend, an demselben einen oberen, dorsalen und einen unteren, ventralen Abschnitt unterscheiden. Ersterer, welcher

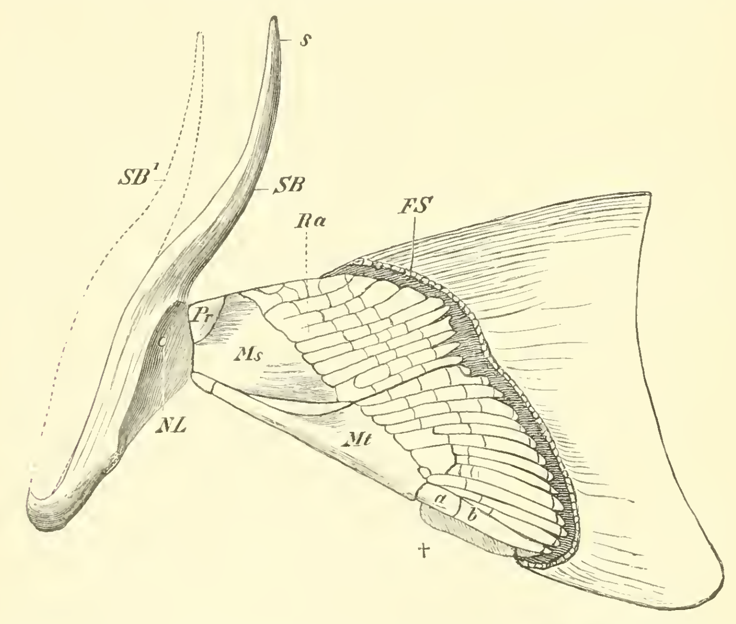


Fig. 89. Schultergürtel und Brustflosse von Heptanchus. *SB*, *SB*[1] Schultergürtel, bei *NL* von einem Nervenloch durchbohrt, *Pr*, *Ms*, *Mt* die drei Basalstücke der Flosse, das Pro-, Meso- und Metapterygium, *Ra* knorpelige Flossenstrahlen (Radien), *a*, *b* in der Axe des Metapterygiums liegender Hauptstrahl der Flosse, † jenseits des letzteren liegender Strahl (Andeutung eines biserialen Typus), *FS* durchschnittene Hornfäden.

sich mit dem Schädel verbindet, entspricht einem **Scapulare**, der zweite einem **Coracoid** plus **Procoracoid** (Claviculare) der über den Fischen stehenden Wirbelthiere [1]).

1) Der Schultergürtel der Dipnoër nimmt eine Mittelstellung ein zwischen demjenigen der Selachier und dem der Ganoiden. Nach Form und Lage besitzt er aber so viel Eigenartiges, dass hier nicht näher darauf eingegangen werden kann.

Amphibien und Reptilien.

Ein unmittelbarer Anschluss an die Fische besteht nicht, dagegen ist der Schultergürtel aller höheren Wirbelthiere in demjenigen der Amphibien in seinen fundamentalsten Punkten bereits vorgebildet.

Stets handelt es sich um eine knorpelige resp. knöcherne, dorsal gelagerte Platte (**Scapula**)[1]), die sich seitlich am Rumpf herabkrümmt und dann, ventral umbiegend, in zwei Fortsätze, einen vorderen (**Clavicula** oder **Procoracoid**) und einen hinteren (**Coracoid**) auseinanderfährt (Fig. 89 *S, Cl, Co*).

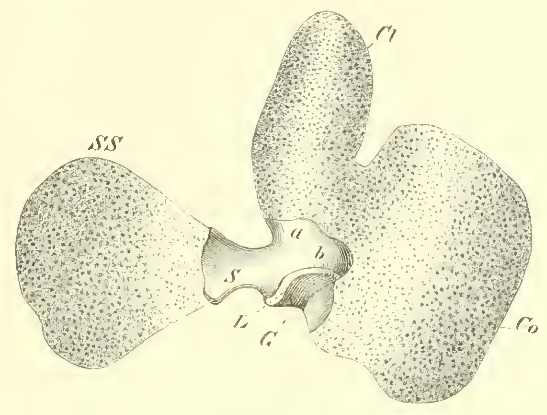


Fig. 90. Schultergürtel von Salamandra mac. Rechte Seite, stark vergrössert und in einer Horizontalfläche ausgebreitet. *SS* Suprascapula, *S* Scapula, verknöchert, *Co*, *Cl* Coracoid, Clavicula, in welche sich knöcherne Fortsätze (*a*, *b*) hineinerstrecken, *G* Gelenkpfanne, von einem Limbus cartilagineus (*L*) umgeben.

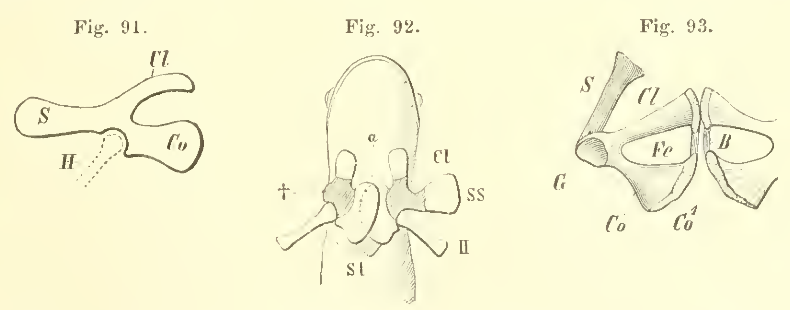


Fig. 91. Grundschema des Schultergürtels sämmtlicher Wirbelthiere von den Amphibien bis zu den Säugethieren. *S* Scapula, *Co* Coracoid, *Cl* Clavicula (Procoracoid), *H* Humerus.

Fig. 92. Halbschematische Darstellung des Schultergürtels und des Sternums der Urodelen. *St* Sternum, *a* Vereinigungspunkt der beiden Coracoidplatten, *Cl* Clavicula, *SS* Suprascapula, die der linken Seite quer nach aussen geschlagen, † knöcherne Scapula, *H* Humerus.

Fig. 93. Schultergürtel einer Schildkröte, Ventralansicht. *S* Scapula, *Co* Coracoid, *Co*¹ Epicoracoid, *Cl* Clavicula, *B* fibröses Band zwischen diesen beiden Stücken, *Fe* Fensterbildung zwischen ihnen, *G* Gelenkpfanne.

Von einer Verbindung mit dem Schädel ist nirgends mehr die Rede, wohl aber erfolgt eine solche brustwärts mit dem Sternum, be-

1) Dazu kann sich noch eine Suprascapula gesellen.

ziehungsweise mit dem Episternum. Dabei schieben sich die beiden Coracoidplatten in der ventralen Mittellinie dachziegelartig übereinander, oder legen sich ihre freien Ränder enge zusammen und verwachsen miteinander.

Ersteres gilt für die Urodelen (Fig. 92) und gewisse Anuren (z. B. für Bombinator und Hyla) (Fig. 94), letzteres ebenfalls für

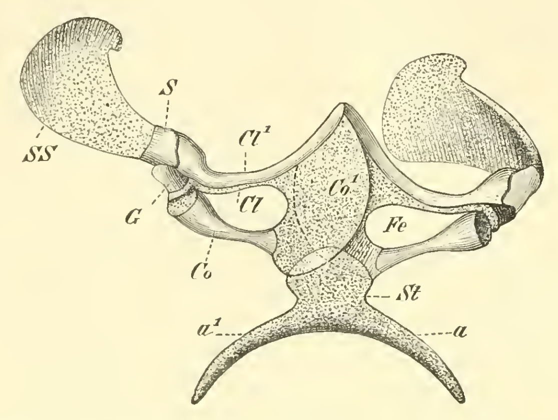


Fig. 94. Schultergürtel und Sternum von Bombinator igneus. *St* Sternum mit seinen beiden Ausläufern (a, a^1), *S* Scapula, *SS* Suprascapula, auf der linken Seite in situ, rechterseits horizontal ausgebreitet, *Co* Coracoid, Co^1 Epicoracoid, welches sich jederseits in den oberen Sternalrand einfalzt, *Cl* knorpelige, Cl^1 knöcherne Clavicula, *Fe* Fensterbildung zwischen Clavicula und Coracoid, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.

Anuren, wie z. B. für Rana. In beiden Fällen aber handelt es sich dabei noch um eine, im Gegensatz zu den Urodelen, mehr transver-

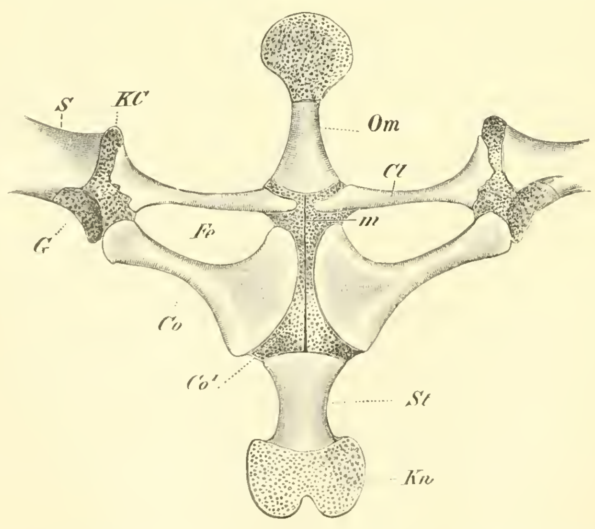


Fig. 95. Ventraler Theil des Schultergürtels von Rana esculenta. *St* knöchernes, *Kn* knorpeliges Sternum, *S* Scapula, *KC* Knorpelcommissur zwischen letzterer und der Clavicula (*Cl*), *Co* Coracoid, Co^1 Epicoracoid, *m* Nahtverbindung zwischen beiden Epicoracoiden, *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *Fe* Fensterbildung zwischen Coracoid und Clavicula, *Om* Omosternum.

selle Lagerung des Procoracoids, beziehungsweise um einen Anschluss des freihen (medialen) Endes desselben an das Coracoid, wodurch eine Rahmen- oder Fensterbildung zu Stande kommt. Zugleich tritt auch eine reichere, z. Th. perichondral entstehende Knochenbildung hinzu, wodurch der ganze Apparat ein festeres, solideres Gefüge erhält (Fig. 94, 95).

Wie überhaupt im Skelet der **Reptilien**, so tritt auch in ihrem Schultergürtel das Knochengewebe in den Vordergrund. Das ursprünglichste Verhalten begegnet uns bei Schildkröten (Fig. 93), wo die Verhältnisse ohne Weiteres klar liegen und noch an Amphibien erinnern. Aehnliches gilt auch für Hatteria.

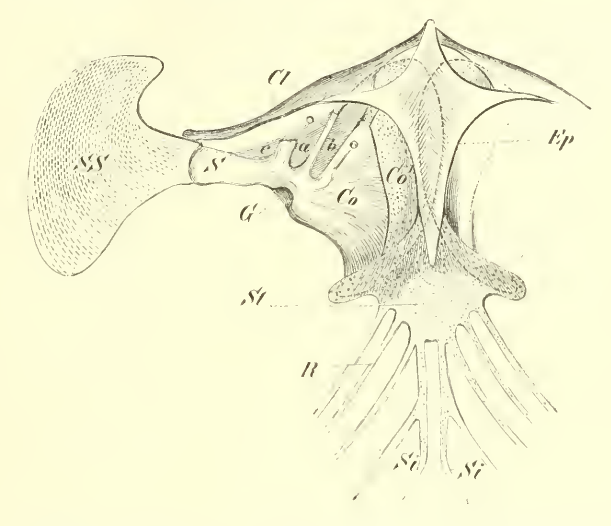


Fig. 96. Schultergürtel und Sternum von Hemidactylus verrucosus. *St* Sternum, *R* Rippen, *Si* Knorpelhörner (Sternalleisten), an welche sich die letzte Rippe anheftet, *SS* Suprascapula, *S* Scapula, *Co* Coracoid, *Co*[1] knorpeliges Epicoracoid, *Ep* Episternum, *a*, *b*, *c* durch Membranen verschlossene Fensterbildungen im Coracoid, *Cl* Clavicula, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.

Auch für die Saurier gelingt es leicht, den ursprünglichen Typus festzustellen, nur zeigt sich hier die Clavicula dem übrigen Schultergürtel gegenüber insofern emancipirter, als sie sich nicht mehr in knorpeliger Continuität mit demselben anlegt; doch ist nicht zu verkennen, dass ihr ursprüngliches, noch aus indifferenten Bildungszellen bestehendes Blastem mit der Scapula in directem Zusammenhang steht (Götte). Später besitzt die Clavicula übrigens keine knorpelige Grundlage, sondern verknöchert direct, und erscheint somit bei Reptilien als secundärer Knochen, welcher sich als schlanke Lamelle von der Scapula, wo sie durch Bindegewebe in einer Delle befestigt ist, zur Spitze des Episternalapparats herüber erstreckt.

Bezüglich des genaueren Verhaltens verweise ich auf die Fig. 96.

Crocodiliern und Chamaeleonten fehlt eine Clavicula entweder vollständig oder ist sie nur in Rudimenten vorhanden.

Das Auftreten eines Schultergürtels bei zahlreichen fusslosen Reptilien (Scincoiden, Amphisbaenen) spricht für das frühere Vor-

handensein von Extremitäten. Letztere können sogar in embryonaler Zeit noch auftreten, bilden sich aber dann vollständig zurück (Anguis fragilis). Auch bei Schlangen kommt es vorübergehend noch zur Anlage von Extremitäten (van Bemmelen).

Vögel.

Hier stellt die Scapula eine dünne, schmale, oft sehr weit nach hinten reichende Knochenlamelle dar, von welcher die kräftigen Coracoide[1]) unter scharfer Knickung abgebogen erscheinen (Fig. 97 *S* und *Ca*). Ihr unteres Ende ist in einen Falz am oberen Sternalrand fest eingelassen, ihr oberes betheiligt sich am Aufbau der Pfanne.

Bei allen Flugvögeln (Carinaten) ist die als Deckknochen auf Knorpelgrundlage entstehende Clavicula wohl entwickelt und fliesst mit ihrem Gegenstück zur sog. Furcula zusammen. Letztere zeigt eine, in Anpassung an das Fluggeschäft ausserordentlich verschiedene Grösse und Gestalt und kann auch eine mehr oder weniger starke Rückbildung resp. einen Schwund erfahren (Dromaeus, Casuarius, Rhea, Struthio, Apteryx, einige Psittaci u. a.). (Ueber ihre Lagebeziehungen zum übrigen Schultergürtel und zum Sternum vergl. Fig. 97.)

Die Gelenkgrube für den Humerus wird von der Scapula und dem Coracoid gemeinschaftlich gebildet.

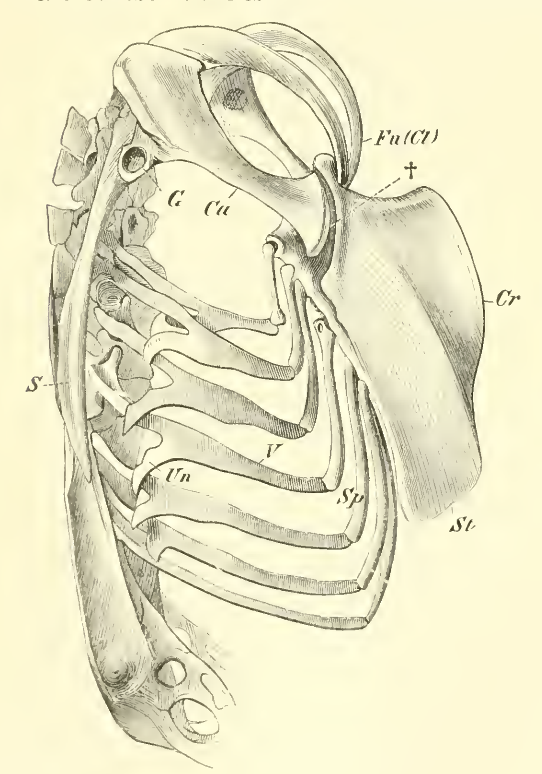


Fig. 97. Rumpfskelet eines Falken. *S* Scapula, *G* Gelenkfläche derselben für den Humerus, *Ca* Coracoid, welches mit dem Sternum (*St*) bei † gelenkig verbunden ist, *Fu* (*Cl*) Furcula (Clavicula), *Cr* Crista sterni, *V* vertebraler-, *Sp* sternaler Abschnitt der Rippen, *Un* Processus uncinati.

1) Das gefensterte Coracoid des afrikanischen Strausses zeigt Beziehungen zu demjenigen der Chelonier und gewisser Saurier. Ein Procoracoid ist bei Ratiten deutlicher ausgeprägt als bei Carinaten, wo es rückgebildet oder ganz geschwunden ist (Fürbringer).

Säugethiere.

Unter den Säugethieren erstreckt sich das Coracoid nur noch bei Monotremen, welche überhaupt in ihrem Schultergürtel primitive Verhältnisse bewahrt haben, brustwärts bis zum Sternum (vergl. Fig. 53), bei allen übrigen erfährt es eine starke Rückbildung. Immerhin aber tritt es noch auf in Form eines besonderen, am Aufbau der Schultergelenkpfanne sich betheiligenden Ossificationscentrums. Jener Fortsatz, den man als Processus coracoideus oder Rabenschnabelfortsatz bezeichnet, scheint dem letzten Rudiment eines Epicoracoids zu entsprechen (Howes).

So wird hier die Scapula allmählich zum alleinigen Träger der Extremität; zugleich erfährt sie eine stärkere Verbreiterung und entwickelt, im Zusammenhang mit der immer mehr sich differenzirenden Extremitäten-Musculatur, auf ihrer Dorsalseite eine kräftige Leiste (Spina scapulae), die lateralwärts in das sogen. Acromion ausläuft. Beide sind als ein neuer Erwerb, in Anpassung an die immer reicher sich differenzirende Musculatur, aufzufassen. Mit dem Acromion verbindet sich das laterale Ende der Clavicula, während das mediale mit dem oberen Rand des Sternums in Gelenkverbindung tritt.

Bei Säugethieren, deren vordere Extremitäten sich einer mannigfaltigen und freien Beweglichkeit erfreuen, gelangt die Clavicula zu besonders starker Entwicklung. Bei andern, wie z. B. bei Canivoren und Ungulaten, kann sie gänzlich fehlen oder rudimentär sein und in letzterem Fall ändern sich dann auch die Lagebeziehungen zur Scapula.

Beckengürtel.

Fische und Dipnoër.

Als die älteste auf uns gekommene Beckenform haben wir diejenige der **Dipnoër** zu betrachten.

Es handelt sich hier um eine, in der ventralen Mittellinie gelegene Knorpelplatte, an welcher zwei Paare von Fortsätzen zu bemerken sind, ein hinteres und ein vorderes. Am ersteren (Fig. 98 *b*) gelenken die hinteren Extremitäten, während das vordere vielleicht im Sinne von zwei Processus iliaci (vergl. die höheren Vertebraten) zu deuten ist (Fig. 98 *a*). Letztere variiren stark nach Form und Ausdehnung und können sich, z. B. bei jungen Exemplaren von Protopterus, in einem Myocomma eingebettet [1]), weit lateral- und sogar noch etwas dorsalwärts erstrecken (Wiedersheim). Zwischen ihnen erhebt sich von der Mitte des vorderen Plattenrandes ein schlanker, gertenartiger Fortsatz, der sich in der ventralen Mittellinie weit nach vorne erstreckt (Fig. 98 *c*).

1) Sie sind geradezu aus einem Myocomma hervorgegangen zu denken und erinnern insofern an die Bauchrippen von Hatteria und der Crocodilier. Bei ganz jungen Exemplaren erfolgt der Zusammenfluss in der ventralen Mittellinie wohl erst secundär, jedoch sind darüber noch weitere Untersuchungen anzustellen. Jedenfalls erscheinen mir die genetischen Beziehungen der Myocommata des grossen Rumpfmuskels zur ersten Anlage eines, wenn auch noch sehr primitiven Wirbelthierbeckens, von grösster Bedeutung.

Von diesem Gesichtspunct aus betrachtet werden auch andere Skelettheile höherer Vertebraten, wie z. B. die Cartilago epipubis, das Sternum und Episternum der Amphibien einem Verständniss näher gerückt. (Wiedersheim.)

Von dem Dipnoërbecken lässt sich jenes Gebilde, welches man bei **Selachiern** als „Becken" zu bezeichnen pflegt, nicht ableiten. Die hierbei in Betracht kommende paarige oder unpaarige Knorpelplatte entsteht nämlich nicht als verknorpelndes Myocomma zwischen den Rumpfmuskeln, sondern aus dem Zusammenfluss einiger Basalknorpel der Bauchflosse selbst. Man kann also hier — und dies gilt auch für alle Teleostier — von einem Becken im Sinne der Dipnoër gar nicht reden.

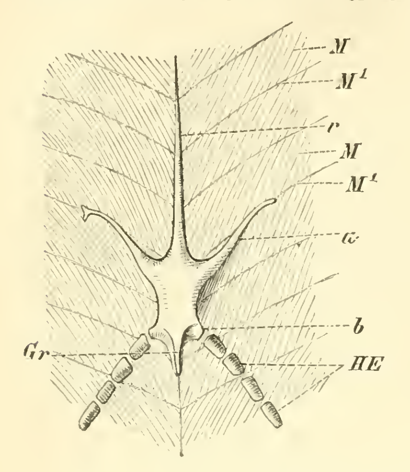


Fig. 98. Becken des Protopterus von der Ventralseite. *a* Processus iliacus, welcher sich an seinem lateralen Ende gabeln kann, *b* Fortsatz zur Verbindung mit der hinteren Extremität *HE*, *Cr* scharfe Muskelleiste, *c* unpaarer Fortsatz, *M*, *M* Myomeren, *M*¹, *M*¹ Myocommata.

Unter den Ganoiden scheinen nur bei Polypterus Anknüpfungspunkte an das Dipnoërbecken zu existiren (Wiedersheim).

Amphibien.

Hier, wie bei allen übrigen höheren Vertebraten, kann man am Beckengürtel, welcher stets am hinteren Rumpfende, vor der Ausmündung des Darmes und des Urogenitalapparates gelegen ist, eine mit der Sacralwirbelsäule sich verbindende dorsale und zwei ventrale Spangen unterscheiden. Erstere stellt die **Pars iliaca (Darmbein)** dar, von den letzteren ist die vordere als **Pars pubica (Schambein),** die hintere als **Pars ischiadica (Sitzbein)** zu bezeichnen. Dazu kommt als viertes Element eine zwischen die Pars pubica und die Gelenkpfanne eingeschobene **Pars acetabularis (Pfannenknochen)**. An der Vereinigungsstelle aller Theile liegt die Gelenkpfanne für den Oberschenkel (Acetabulum).

Im Becken der **Urodelen** und **Anuren** trifft man ventralwärts jederseits nur eine einzige Platte, welche mit der der anderen Seite unter Bildung einer Symphyse (Fig. 99 *Sy*) zusammenstösst. Sie ist entweder ganz verknöchert, oder bleibt, was für die Urodelen als Regel gilt, die vordere, d. h. kopfwärts gerichtete Partie

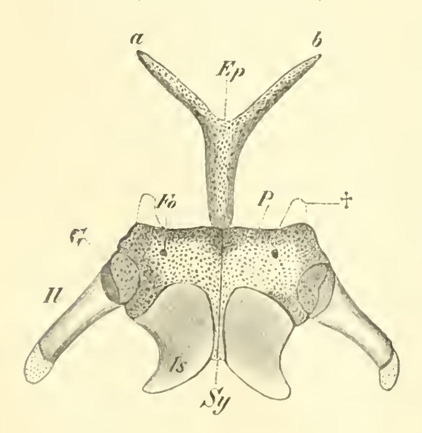


Fig. 99. Becken von Salamandra mac. Ventrale Ansicht. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubis (?) (Pars acetabularis?), *Fo* Foramen obturatum, *Sy* Symphysis ischio-pubica, † zwei, bei zahlreichen Urodelen vorkommende Protuberanzen, *Ep* Cartilago epipubis mit ihren zwei gabeligen Enden (*a*, *b*), *G* Gelenkpfanne für den Oberschenkel.

(Fig. 99 *P*), zeitlebens knorpelig. Ob dieser Abschnitt als Pars pubica oder, was wahrscheinlicher ist, als Pars acetabularis zu deuten ist, lässt sich bis jetzt nicht mit Sicherheit entscheiden. Die hintere, stets verknöcherte Partie (*Is*) ist zweifellos eine Pars ischiadica. Von der Mitte des vorderen Beckenrandes der Urodelen entspringt ein schlanker Knorpelstab, der sich proximalwärts in zwei Schenkel spaltet (Fig. 99 *Ep*, *a* und *b*). Er tritt bei Anuren, und zwar in etwas anderer Form, nur noch bei Dactylethra capensis auf und erinnert an die oben beschriebene schlanke Knorpelgerte (Fig. 98 *c*) am Dipnoër-becken. Früher als Cartilago ypsiloides oder epipubis bezeichnet, würde er, da sich aus ihm bei höheren Vertebraten später wahrscheinlich die Beutelknochen entwickelt haben, besser Cartilago marsupialis heissen[1]). Inwieweit die übrigen Beckentheile terrestrischer Wirbelthiere mit dem Dipnoër-Becken homologisirbar sind, müssen künftige Untersuchungen zeigen.

In Anpassung an die hüpfende Bewegungsweise der Anuren trifft man hier die Pars iliaca jederseits zu einem langen Stab ausgezogen (Fig. 100 *Il*), und die bei Urodelen horizontal, d. h. in der

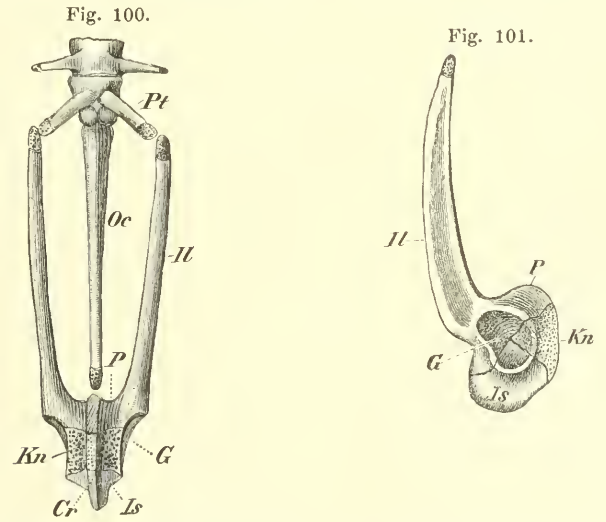


Fig. 100 und 101. Beckengürtel von Rana esculenta. Fig. 100 von der Ventralseite, Fig. 101 im Profil. *Il* Ileum, *Is* Ischium, durch die knorpelige Pars acetabularis (*Kn*) vom Pubicum (*P*) getrennt, *Cr* in der ventralen Mittellinie vorspringende Crista ischio-pubica, *G* Gelenkpfanne für den Oberschenkel, *Oc* Os coccygis, *Pt* Processus transversus des Sacralwirbels.

Ebene der Bauchdecken liegenden, ventralen Plattenhälften erscheinen in der Sagittalebene derart zusammengeklappt, dass ein ventralwärts weit ausspringender Kiel resultirt. Der Knorpel *Kn* entspricht hier unverkennbar einer Pars acetabularis.

Ueber das Verbleiben des Schambeines im Becken der Amphibien lassen sich vorderhand noch keine sicheren Angaben machen, jedoch sprechen paläontologische Befunde dafür, das jener Knochen, welchen fossile Formen noch in selbständiger Anlage erkennen lassen, im Laufe der Zeit wieder verloren ging.

1) Die Cartilago marsupialis kommt nichl allen Urodelen zu, so fehlt sie z. B. Spelerpes, Proteus u. a.

Reptilien.

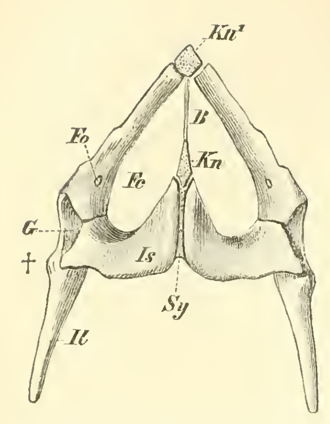
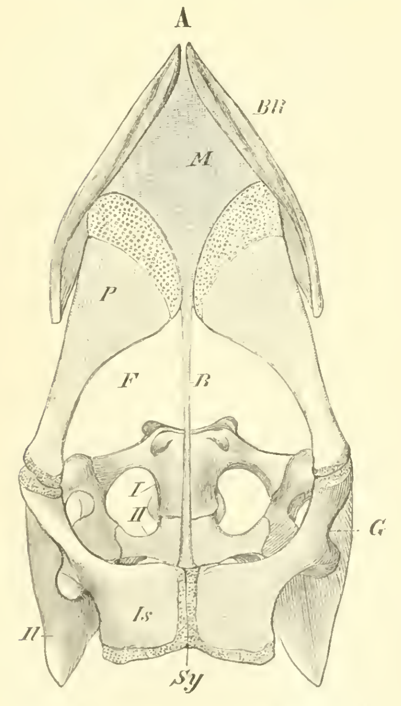


Fig. 102. Becken von Lacerta muralis, Ventralansicht. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *Fo* Foramen obturatum im Os pubis, *Kn*, *Kn*[1] Knorpelstücke, welche einerseits der Symphysis ossis ischii, andrerseits der Symphysis ossis pubis aufsitzen, *B* fibröser Verbindungsstrang zwischen beiden, *Fc* Foramen cordiforme, † Tuberculum ossis ilei, *G* Gelenkpfanne.

Bei den Reptilien sind die stets wohl verknöcherten Beckenabschnitte scharf differenzirt, und indem die Schambeine meistens steil nach vorne und medianwärts gerichtet sind, existirt zwischen ihnen und dem Sitzbein eine grosse Oeffnung (Foramen cordiforme), welche bei **Echsen, Crocodiliern** und **Seeschildkröten** durch einen knorpelig-häutigen Strang in zwei Hälften zerlegt wird (Fig. 102 *Kn*, *Kn*[1], *B*). Bei **Land- und Süsswasserschildkröten**, wo die medialen Enden der Scham- und Sitzbeine, an der Stelle des soeben von den Sauriern geschilderten Stranges, also in der ventralen Mittellinie, von vorne und hinten her in gegenseitige Verbindung treten, wird das betr. Loch (Foramen obturatum) rings von Knochen umgeben [1]).

A



B

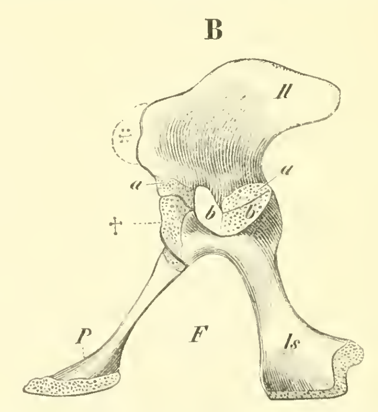


Fig. 103. Becken von einem jungen Alligator lucius. **A** ventrale, **B** seitliche Ansicht. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum, *Sy* Symphysis ossis ischii, *F* Foramen cordiforme + obturatum, *B* fibröses Band zwischen Symphysis pubis und ischii, † Knorpelapophyse des ventralen, acetabularen Fortsatzes des Ischium, welche sich zwischen den Fortsatz *a* des Ileum und des Pubicums einschiebt, *b* Loch in der Hüftgelenkspfanne, nach rückwärts von den beiden zusammenstossenden Fortsätzen *a* und *b* des Ileums und Ischiums begrenzt, * Andeutung des bei Dinosauriern und Vögeln nach vorne auswachsenden Ileums, *G* Gelenkpfanne für den Oberschenkel, *I*, *II* erster und zweiter Sacralwirbel, *M* fibröse Membran zwischen den Vorderenden der beiden Schambeine und dem letzten Bauchrippenpaar (*BR*).

1) Die Scinke besitzen Rudimente des Ileum, die Tortricinen, Typhlopiden und Peropoden solche der Schamsitzbeine.

Bei **Crocodiliern** begegnen wir zum erstenmal einer stärkeren Verbreiterung der Pars iliaca, und zugleich springt letztere nach hinten und vorne aus, so dass sich eine prae- und postacetabulare Partie daran unterscheiden lässt. Erstere (Fig. 103 **B***) ist hier noch sehr schwach entwickelt, gewinnt aber am Dinosaurier- und Vogelbecken das Uebergewicht über die hintere (Fig. 104).

Das im Embryonalzustand noch rein quer gelagerte Schambein der Crocodilier richtet sich später ganz steil nach vorne und wird durch die Pars acetabularis (Fig. 103 **B** †) von der Pfanne abgedrängt. Letztere ist durchbrochen, die Lücke wird durch fibröses Gewebe ausgefüllt.

Vögel.

Hier ist das gertenartig schlanke Schambein, in schroffem Gegensatz zu dem uns von den Crocodiliern bekannt gewordenen Verhalten, steil nach hinten gerichtet und nimmt eine mit dem Sitzbein und der

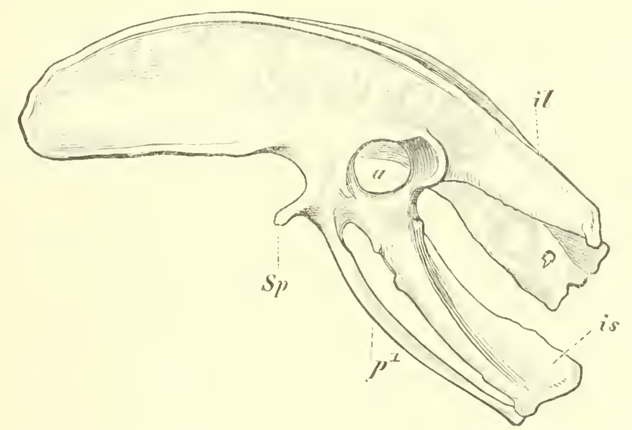


Fig. 104. Becken von Apteryx australis, seitliche Ansicht, nach Marsh. *il* Ileum, *is* Ischium, p^1 Pubicum, *Sp* Spina iliaca, *a* Acetabulum.

postacetabularen Partie des Darmbeins parallele Lage ein. Letztere kommt aber in embryonaler Zeit erst ganz allmählich zu Stande, insofern Schambein und Sitzbein ursprünglich eine an fossile und recente Saurier erinnernde senkrechte Lage zum Darmbein besitzen.

Alle drei Haupttheile des Vogelbeckens entstehen ganz getrennt, später aber, nach vorausgegangener selbständiger Verknöcherung, fliessen sie zu einer Masse zusammen. Dabei nimmt jener Theil, den man bis jetzt als eine Pars acetabularis zu bezeichnen gewohnt war, allmählich an Grösse zu, bestätigt also die Erwartung, ihn als ein rudimentäres Organ auffassen zu dürfen, nicht. Genetisch gehört die Pars acetabularis zu dem in die Pfannenbildung eintretenden Abschnitt des Darmbeins und ossificirt auch von letzterem aus. Diese „Spina iliaca" ist also als eine secundäre, nicht von den Reptilien vererbte, sondern erst von den Vögelne rworbene Bildung zu betrachten (Mehnert).

Säuger.

Hier bleiben die vier Beckenstücke lange Zeit durch Knorpelzonen getrennt, später aber fliessen sie doch zu einer Masse zusammen. Stets spielt das Schambein beim Aufbau des Acetabulums den andern Knochen gegenüber eine untergeordnete Rolle, ja es kann sogar gänzlich davon ausgeschlossen sein. Der Winkel, welchen die Axe des Darm- und Kreuzbeines mit einander erzeugen, wird von den Monotremen aus durch die Reihe der Säugethiere hindurch bis zu den Nagern immer spitzer.

Der ursprüngliche Typus einer Sitz- und Schambein-Symphyse findet sich noch bei Beutelthieren, vielen Nagern, Insektenfressern und Hufthieren. Bei manchen Insektenfressern, bei Carnivoren, noch ausgeprägter aber bei den höchsten Formen, den Primaten, kommt es mehr und mehr nur zu einer Verbindung der beiden Schambeine (Symphysis pubis). Nirgends herrscht eine grössere Mannigfaltigkeit in der Formation des Beckengürtels als bei Insektenfressern. Das Foramen obturatum ist stets rings von Knochen umrahmt [1]).

Bei Monotremen, Halbaffen und Fledermäusen findet sich die Pars acetabularis nicht, wohl aber bei zahlreichen Vertretern sämmtlicher übrigen Hauptgruppen der Säuger. Relativ am stärksten ist sie bei Talpa, wo sie sowohl das Schambein als das Darmbein von der Pfanne ausschliesst. Das Sitzbein wird nie ausgeschlossen. Bei älteren Individuen kann sie mit jedem der drei andern Beckenknochen verschmelzen, so z. B. beim Menschen und den Beutelthieren mit dem Schambein. Bei allen Pinnipedia betheiligen sich sämmtliche vier Beckenstücke am Aufbau des Acetabulums.

Stets wird das Os acetabuli viel später als die übrigen Beckenelemente angelegt und verknöchert auch viel später.

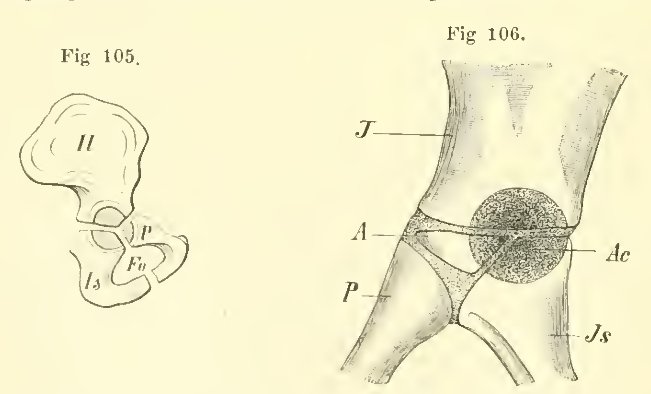


Fig. 105. Becken des Menschen, rechte Hälfte von aussen. Alle drei Beckenknochen, O. ilei (*Il*), O. ischii (*Is*) und O. pubis (*P*) im Acetabulum noch getrennt, *Fo* Foramen obturatum.

Fig. 106. Lagebeziehungen der Pars acetabularis zu den übrigen Knochen des Säugethierbeckens. *Ac* Acetabulum, *A* Pars acetabularis, *I* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum.

1) Der Schwund der Hinterextremitäten ist natürlich auch auf den Beckengürtel von Einfluss, so dass letzterer z. B. bei Walthieren auf zwei in den Leibesdecken steckende Knochen reducirt ist. Diese sind als rudimentäre Scham-Sitzbeine zu betrachten und stehen weder unter sich, noch mit der Wirbelsäule in Verbindung. Die Bartenwale

Bei Schnabel- und Beutelthieren beiderlei Geschlechts erheben sich vom vorderen Rande des Schambeines, rechts und links von der Mittellinie, zwei starke Knochen, die in gerader oder schiefer Richtung nach vorne ragen und **Beutelknochen** (Ossa marsupialia) genannt werden. Sie entziehen sich vorderhand jeder sicheren morphologischen Beurtheilung, doch mag hier noch einmal an den früher schon erwähnten unpaaren Knorpel des Dipnoër- und Urodelenbeckens, d. h. an die Cartilago epipubis, erinnert sein. Ihrer Beziehung zum Musculus pyramidalis wird im Capitel über die Musculatur gedacht werden.

Ehe wir den Beckengürtel verlassen, sei noch darauf hingewiesen, dass derselbe so wenig als der Schultergürtel an ein bestimmtes Körpersegment gebunden ist, sondern dass beide den mannigfachsten Wanderungen und Verschiebungen (auf phylo- und ontogenetischem Wege) unterworfen sind.

Freie Gliedmassen.

Fische und Dipnoër.

Bei **Selachiern** verbindet sich die Brustflosse mit dem Schultergürtel gewöhnlich durch drei Knorpelstücke, und diese sind aus einer grösseren Anzahl von kleineren Einzelstrahlen hervorgegangen zu denken. An jene drei Basalstücke, die als Pro-, Meso- und Metapterygium unterschieden werden, reiht sich, in mosaikartiger Anordnung, ein Complex kleinerer Knorpelstückchen, die durch kurzes, straffes Bindegewebe untereinander verlöthet sind. In peripherer Richtung schliessen sich daran die früher schon erwähnten Hornfäden, wodurch (unter Zuhilfenahme der Haut) die ganze Flosse eine mächtige Flächenausbreitung erhält.

Von den erwähnten drei Basalstücken spielt das im Embryo zuerst sich anlegende Metapterygium die Hauptrolle, und die in seiner axialen Verlängerung liegenden peripheren Knorpelspangen stellen zusammen mit ihm den Hauptstrahl der ganzen Flosse dar. An diesen reihen sich die secundären Strahlen an, und zwar hat dies im Wesentlichen nur auf einer Seite statt (uniserialer Flossentypus); nur in wenigen Fällen finden sich auch noch einige Strahlenspuren auf der gegenüberliegenden Seite (biserialer Flossentypus). Letzteres Verhalten wird nun aber typisch bei den **Dipnoërn**, und zwar speciell bei Ceratodus, wo noch keine so starken Rückbildungen aufgetreten sind, wie bei Protopterus (vergl. Fig. 67) und Lepidosiren. Bei Ceratodus also tritt uns eine exquisit biseriale Flossenform entgegen, und zwar stimmt hier die vordere mit der hinteren Extremität in ihrem Aufbau so gut wie ganz überein. Hier

besitzen ausserdem noch ein Rudiment des Femur (Balaenoptera und Megaptera); Balaena dazuhin noch ein Rudiment der Tibia. Die Zahnwale zeigen von den beiden letztgenannten Knochen keine Spur.

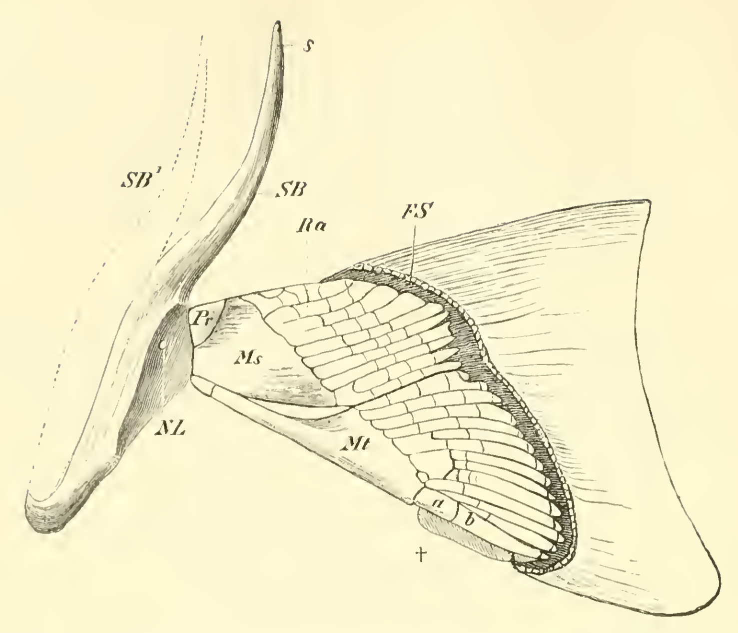
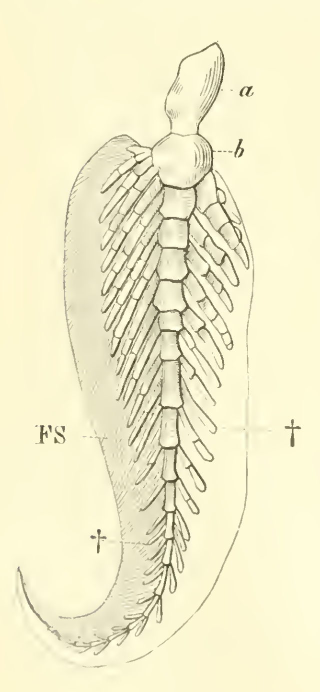


Fig. 107. Schultergürtel und Brustflosse von Heptanchus. *SB*, *SB*¹ Schultergürtel, bei *NL* von einem Nervenloch durchbohrt, *Pr*, *Ms*, *Mt* die drei Basalstücke der Flosse, das Pro-, Meso- und Metapterygium, *Ra* knorpelige Flossenstrahlen (Radien), *a*, *b* in der Axe des Metapterygiums liegender Hauptstrahl der Flosse, † jenseits des letzteren liegender Strahl (Andeutung eines biserialen Typus), *Fs* durchschnittene Hornfäden.



wie dort unterscheidet man einen aus knorpeligen Gliedstücken bestehenden Haupt- oder Mittelstrahl, an den sich rechts und links eine grosse Zahl von ebenfalls gegliederten Nebenstrahlen anreihen, ohne dass man jedoch dabei von einer strengen Symmetrie sprechen kann. So entsteht das Bild eines Federbartes, und der Vergleich liegt um so näher, als sich in peripherer Richtung noch eine Menge dicht gedrängter Hornfäden anschliessen (Fig. 108). Das oberste (basale) Stück des Hauptstrahles, welches keine Nebenstrahlen trägt, steht in Gelenkverbindung mit dem Schultergürtel und entspricht sicherlich einem der drei Basalstücke der Selachierflosse, ob aber einem Meso- oder Metapterygium, lässt sich vorderhand nicht entscheiden.

Auf Grund neuerer Untersuchungen kann

Fig. 108. Brustflosse von Ceratodus Forsteri. *a*, *b* Die zwei ersten Gliedstücke des axialen Hauptstrahles, †† Nebenstrahlen, *FS* Hornfäden, welche nur auf einer Seite erhalten sind.

es nicht mehr zweifelhaft sein, dass der uniseriale Typus der Selachierflosse als der ursprünglichere zu betrachten ist; gleichwohl aber ist es höchst wahrscheinlich, dass sich die paarigen Flossen der Selachier und Dipnoër unabhängig von einander aus einem ähnlichen Typus heraus entwickelten, wie er durch die heute lebenden Chimären dargestellt wird[1]).

Was nun die Bauchflosse der Selachier betrifft, so ähnelt sie der vorderen, doch bleibt sie auf niedrigerer Entwicklungsstufe stehen, was sich vor Allem in einer Beschränkung der Zahl der Basalglieder ausspricht.

Ein Mesopterygium legt sich nie mehr an, und auch das Propterygium ist mehr oder weniger rudimentär und kann auch ganz fehlen (Chimären), so dass das Metapterygium hier so gut wie bei der Vorderextremität die Hauptrolle zu spielen berufen ist und häufig allein noch von allen drei Basalia persistirt.

Mit dem distalen Ende des Metapterygiums, und zwar in dessen Axenverlängerung liegend, verbindet sich eine Anzahl von Knorpelstückchen, sog. Basalanhänge, welche beim Männchen als Begattungsorgane fungiren. Einfacher gebaut als bei vielen Haien und Rochen ist der Apparat bei Chimären, wo man drei discrete, stabförmige Gebilde unterscheidet, wovon zwei die directe Rückwärtsverlängerung des Basale metapterygii vorstellen. Auf der medialen Fläche besitzt jedes dieser beiden Stücke eine Rinne, welche von einem dritten, plattenartigen Stück zu einem Kanal abgeschlossen wird. Beim Weibchen findet sich an Stelle dieses complicirten Apparates nur ein am Hinterende des Metapterygiums liegendes, dünnes Knorpelstäbchen.

Bei **Ganoiden** und noch mehr bei **Teleostiern** erfährt das seiner Hauptanlage nach von den Selachiern her vererbte Flossenskelet eine bedeutende Rückbildung, und es lässt sich in Folge des Auftretens knöcherner Elemente ein primäres und secundäres Skelet unterscheiden.

Die drei Basalstücke der Selachierflosse finden sich unter den Ganoiden nur noch bei Polypterus, allein nur zwei, nämlich das Pro- und Metapterygium, treten mit dem Schultergürtel in Gelenkverbindung, das dritte Stück, das Mesopterygium, ist davon ausgeschlossen.

Was die Bauchflosse der Knorpelganoiden betrifft, so ist schwer zu entscheiden, ob es sich dabei um Rückbildungen oder vielleicht noch um sehr primitive Verhältnisse handelt. Zunächst fehlt, in der Regel, eine mediale Verbindung beider Hälften; was aber wichtiger ist, das ist die bei den meisten Formen, wie z. B. bei Polyodon folium (Fig. 109), zu beobachtende Auflösung des Metapterygoids in eine stattliche Zahl von Einzelgliedern. Dies ist im Hinblick auf die ursprünglich segmentale Anlage der Extremitäten (vergl. pag. 94) sehr bemerkenswerth, und dabei ist weiter zu bedenken, dass, wie ich früher schon hervorhob, auch die Basalstücke der Selachier-

1) Zur endgiltigen Lösung dieser Frage ist sehr zu wünschen, dass die von Caldwell in Aussicht gestellte Entwicklungsgeschichte von Ceratodus nicht mehr allzulange auf sich warten lässt.

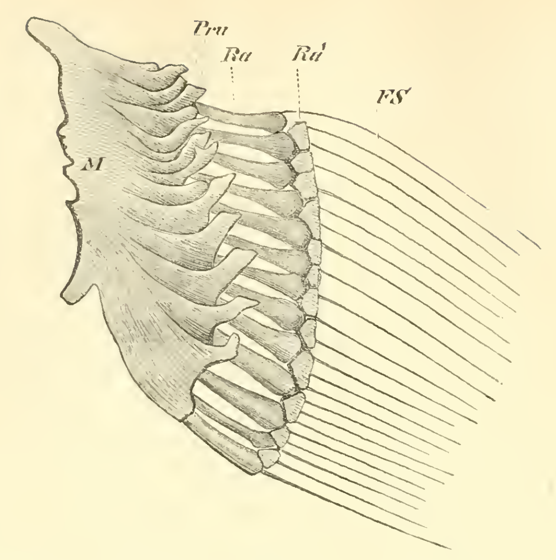


Fig. 109. Rechte Hinterextremität von Polyodon folium (Dorsalseite, junges Exemplar). *M* Metapterygium, *Pru* Processus uncinati (Processus iliaci, THACHER, MIVART, DAVIDOFF). *Ra*, *Ra*¹ Radien erster und zweiter Ordnung, *FS* Flossenstrahlen.

flosse ontogenetisch aus dem Zusammenfluss kleiner Einzelstrahlen hervorgegangen zu denken sind. Darin liegt also offenbar der Hinweis auf primitive Verhältnisse.

Bei den Teleostiern handelt es sich an der Brust- wie an der Bauchflosse um sehr starke Rückbildungsprocesse, dennoch aber liegt auch ihnen — die Entwicklungsgeschichte beweist dieses — derselbe Bildungsplan zu Grunde. Auf Einzelheiten kann aber hier nicht weiter eingegangen werden, und ich verweise deshalb auf den betreffenden Passus meines Lehrbuches der vergl. Anatomie der Wirbelthiere.

Allgemeine Betrachtungen über die Gliedmassen der höheren Wirbelthiere.

So leicht sich auch das Flossenskelet sämmtlicher Hauptgruppen der Fische auf einen Grundtypus zurückführen lässt, so schwierig erscheint von hier aus die Anknüpfung an die Extremitäten der Amphibien. Zwischen beiden scheint eine tiefe, auf die verschiedenen Lebensbedingungen zurückzuführende Kluft zu existiren und es wird sich um die Beantwortung der Frage handeln: wie ist aus der nur für das Wasser eingerichteten Flosse die Gliedmasse eines luftathmenden, für die Bewegung auf dem Lande bestimmten Wirbelthieres entstanden?

Zur Beantwortung dieser Frage liegen gar keine paläontologischen Anhaltspunkte, d. h. keine Zwischenglieder vor, und wir müssen uns deshalb nach anderen Erklärungen umsehen und den Weg der Hypothese betreten. Zunächst haben wir davon auszugehen, dass aus dem einarmigen Hebel, wie er in der Flosse gegeben ist und wie er für

die Fortbewegung des Körpers in einem flüssigen Medium vollkommen ausreicht, in dem Moment ein mehrarmiges Hebelsystem werden musste, wo das betreffende Ur-Amphibium ein terrestrisches Leben zu führen begann.

Mit anderen Worten: als es sich nicht mehr darum handelte, den Körper nur einfach vorwärtszuschieben, sondern ihn zugleich von seiner Unterlage zu erheben, müssen sich die in der Flosse noch starr mit einander verbundenen Skelettheile allmählich von einander gelöst, winklig zu einander (Knie, Ellbogen) gestellt haben und in proximo-distaler Richtung in gegenseitige Gelenkverbindung getreten sein. Zugleich musste die Extremität aus einer horizontal abstehenden Lage nach und nach in eine solche übergehen, dass der Winkel, welchen sie mit der Medianebene des Rumpfes erzeugte, ein immer

Fig. 110.

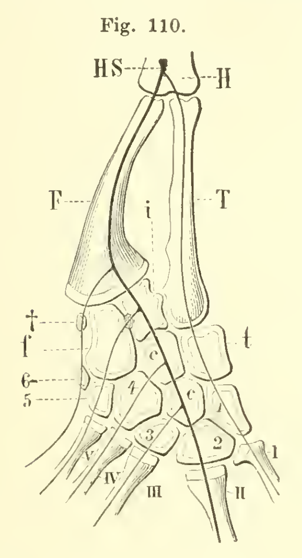


Fig. 110. Hintere Extremität von Ranodon sibiricus. *H* Humerus, *HS* Hauptstrahl, *F* Fibula, *T* Tibia, *i* Intermedium, *t* Tibiale, *f* Fibulare, *c c* die zwei Centralia, 1—6 Tarsalia im engeren Sinne, † Spur eines sechsten Strahles innerhalb der proximalen Handwurzelreihe, *I—V* die fünf Metatarsen.

Fig. 111.

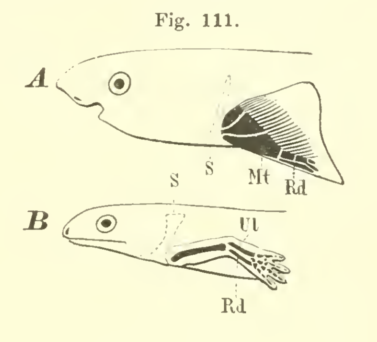


Fig. 111. Schematische Darstellung der Lagebeziehungen der freien Extremität zum Rumpf bei Fischen (*A*) und den höheren Wirbelthieren (*B*). *S* Schultergürtel, *Mt* Metapterygium, welches dem ulnaren Hauptstrahl (*Ul*) entspricht, *Rd* radialer Nebenstrahl.

Fig. 112.

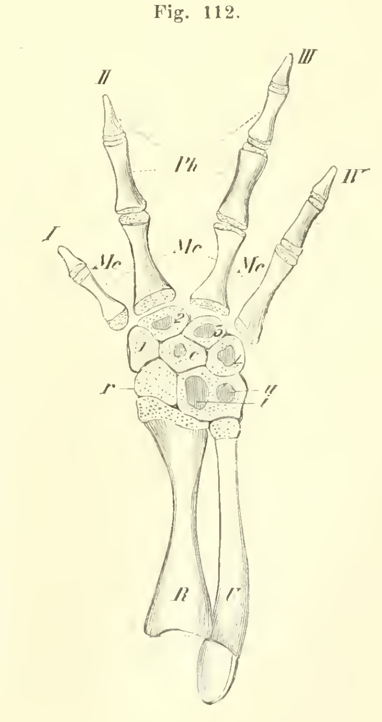


Fig. 112. Vorderarm, Carpus und Hand von Salamandra mac. Rechte Seite von oben gesehen. *R* Radius, *U* Ulna, *r* Radiale, *u i* Intermedio-ulnare, *c* Centrale, 1—4 erstes bis viertes Carpale, *Mc Mc* Metacarpus, *Ph* Phalangen, *I—IV* erster bis vierter Finger.

kleinerer wurde, bis schliesslich beim Säugethier die Längsaxe der in Ruhe befindlichen Extremitäten parallel ging mit der Medianebene des Körpers. Bei höheren Typen übernimmt dieses Geschäft vornehmlich die hintere, oder, wie man beim Menschen sagen kann, die untere Extremität, während die vordere den mannigfaltigsten Anpassungen und Modificationen unterliegen kann; sie wird, je nach Umständen, zu einem Tast-, Greif-, Flieg- oder, wie bei wasserlebenden Säugern, wohl auch wieder zu einem Ruderorgan.

So lässt sich, wie dies für die Fische möglich war, auch für alle über ihnen stehenden Vertebraten ein einheitlicher Grundtypus des Gliedmassenskeletes nachweisen, ja noch mehr: der oben geschilderte, in einem Haupt- und in Nebenstrahlen sich aussprechende Bauplan der primitiven Fischflosse ist auch bei Amphibien und Amnioten nachweisbar. Ein Blick auf die Figuren 110 und 111 bestätigt dies. Wir können dort eine von H ausgehende Linie HS durch F und weiter durch i, c, c, 2 nach II ziehen. Diese können wir als Hauptstrahl betrachten, von welchem sich hoch oben schon (bei H) ein zweiter, ein Nebenstrahl, abgliedert, welcher sich durch T, t, 1 nach I wendet. Eine zweite Serie von Nebenstrahlen geht von der andern Seite des Hauptstrahles ab.

So könnte man auch hier von einer biserialen Anordnung der Strahlen reden, allein man ist keineswegs berechtigt, hierin ursprüngliche Verhältnisse zu erblicken.

Ganz abgesehen davon, dass sich die heutigen Urodelen in ihrem Extremitätenbau sicherlich nicht direct an die Dipnoër anschliessen, spricht dagegen auch die Entwicklungsgeschichte. In frühen Embryonalstadien nämlich ist von einem Haupt- oder Stammstrahl mit radiär dazu angeordneten Nebenstrahlen durchaus nichts zu erkennen, alles dies tritt erst verhältnissmässig spät in die Erscheinung, ist also als spätere Erwerbung aufzufassen.

Was nun die Form und Lage der einzelnen Stücke anbelangt, so haben wir an den vorderen wie an den hinteren Extremitäten ganz homologe Verhältnisse. Stets handelt es sich um eine Gliederung in vier Hauptabschnitte, die man einerseits als Oberarm, Vorderarm, (Antibrachium), Handwurzel (Carpus) und Hand (Manus), andrerseits als Oberschenkel (Femur), Unterschenkel (Crus), Fusswurzel (Tarsus) und Fuss (Pes) bezeichnet. Während der dem Metapterygoid entsprechende Oberarm oder Oberschenkelknochen stets unpaar ist, treten im Vorderarm wie im Unterschenkel zwei Knochen auf. Die ersteren heissen Radius und Ulna, die letzteren Tibia und Fibula. Auch die Hand und der Fuss zerfallen in zwei Abschnitte, in die Mittelhand und den Mittelfuss (Metacarpus, Metatarsus), sowie in die aus den sogen. Phalangen bestehenden Finger und Zehen (Digiti).

Die beiden oberen (proximalen), sowie der unterste (distale) Abschnitt der Extremitäten bestehen aus mehr oder weniger langen, cylindrischen Knochen, die wegen ihres durch die ganze Reihe hindurch principiell gleichartigen Verhaltens weniger Interesse bieten als das stark variirende Hand- und Fusswurzelskelet. Gleichwohl ist auch für letzteres ein Grundtypus festzustellen, und zwar folgender. Es handelt sich stets um einen, aus kleinen Stückchen bestehenden Knorpel- oder Knochencomplex. Um ein Os centrale, das auch doppelt vorhanden sein kann, liegt ein Kranz von weiteren Stücken,

unter welchen man drei proximale und eine wechselnde Anzahl (4—6) distale unterscheiden kann. Erstere werden wegen ihrer Lagebeziehungen zu den Knochen des Vorderarmes resp. Unterschenkels als Radiale (Tibiale), Ulnare (Fibulare) und als Intermedium, letztere als Carpalia resp. Tarsalia I—VI (sensu strictiori) unterschieden. Dabei wird von der radialen, beziehungsweise von der tibialen Seite aus gezählt (Fig. 110 und 112).

Amphibien.

Während die Hinter- und Vorderextremitäten der **Urodelen** mehr oder weniger nach dem soeben beschriebenen Grundtypus gebaut sind (Fig. 110, 112) [1]), kommt es bei **Anuren** zur Verschmelzung von Radius und Ulna und im Carpus zum Ausfall des Intermediums. Letzteres ist auch im Tarsus nicht mehr nachzuweisen. Hier trifft man in der proximalen Reihe nur zwei, häufig durch einen gemeinsamen Knorpelüberzug vereinigte Knochen von cylindrischer Form. Der eine entspricht einem Tibiale (Astragalus), der andere ist ein Fibulare (Calcaneus),

In der distalen Reihe des Carpus legen sich ursprünglich noch vier discrete Stücke an, doch kann es durch secundären Zusammenfluss zu einer Verminderung dieser Zahl kommen. In seltenen Fällen ist noch ein fünftes Carpale vorhanden. Was man bisher als ein solches bei allen Anuren beschrieben hat, entspricht nach Howes einem „postaxialen Centrale". Da aber auch stets noch ein „praeaxiales Centrale", das Naviculare [2]) der früheren Autoren, vorhanden ist, so erscheinen die Anuren als die einzige recente Thier-Ordnung, welche durch den constanten Besitz eines doppelten Centrale charakterisirt ist (Howes).

In der distalen Reihe des Tarsus erscheinen das Tarsale II und III als die constantesten Elemente, doch können auch diese zusammenfliessen. Das IV. und V. Tarsale ist in der Regel durch eine Bandmasse ersetzt; bei den Discoglossidae ist das Tarsale IV noch knorpelig. Constant legt sich noch das Tarsale I an, allein es fliesst häufig später mit jenem Element, das frühere Autoren als Naviculare bezeichnet haben, zusammen. Letzteres entspricht, wie Howes auf das Ueberzeugendste nachgewiesen hat, einem Centrale und dieses hat mit dem, bei allen Anuren an der tibialen Tarsus-Seite auftretenden Praehallux-Strahl, d. h. mit der ein- bis viergliedrigen „sechsten Zehe" nichts zu schaffen.

Die Metatarsalknochen sowie die Phalangen, zwischen welchen sich die Schwimmhaut ausspannt, erscheinen bei Anuren sehr lang und schlank ausgezogen. Auch der Oberschenkel-, sowie die zu einem Stück verwachsenen Unterschenkelknochen sind ausserordentlich lang und deuten auf eine hüpfende Bewegungsweise hin. Der Verknöcherungs-

1) Dies schliesst nicht aus, dass, wie dies auch für die Anuren gilt, zwischen den einzelnen Carpal- und Tarsalstücken zahlreiche, secundäre Verschmelzungen vorkommen können. Die Vorderextremität besitzt in der Regel nur 4 Finger, doch deutet Manches darauf hin, dass auch sie ebenso, wie die hintere, einst fünf besass. Die Phalangenzahl variirt.

2) Die Lagebeziehungen des „Naviculare" zu den umgebenden Carpalelementen sind bei verschiedenen Formen sehr verschieden. Es kann selbst mit dem Radius in Contact gerathen, was aber stets als ein secundärer Vorgang zu betrachten ist.

process ist im Extremitätenskelet der Anuren in der Regel ein stärkerer als bei Urodelen, wo sich noch sehr viel knorpelige Elemente finden.

Reptilien.

Die **Schildkröten**, deren Extremitäten zu Ruderorganen umgebildet sein können, sowie die **Saurier** schliessen sich in ihrem Carpusbau direct an die Urodelen an [1]), und auch hier weisen gewisse Spuren auf den früheren Besitz von sechs Fingern zurück (Trionyx, Chelonia, Emys u. a.) Tibia und Fibula bleiben stets getrennt.

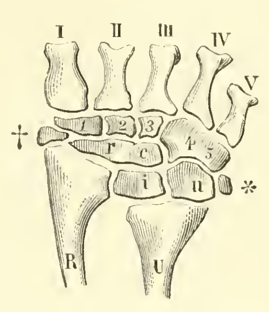


Fig. 113.

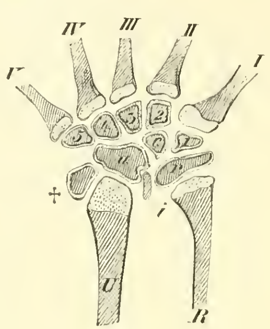


Fig. 114.

Fig. 113. Carpus von Emys europ., rechte Seite von oben. *R, U* Radius und Ulna, *r c* Radiale und Centrale zusammengeflossen, *i* Intermedium, *u* Ulnare, 1—5 die Carpalia, wovon 4 und 5 miteinander verschmolzen sind, † und * ein am ulnaren und radialen Rand gelegenes Sesambein (Andeutung eines sechsten und siebenten Strahles), *I—V* die fünf Metacarpen.

Fig. 114. Carpus von Lacerta agilis, linke Seite von oben. *U, R* Ulna, Radius, *u* Ulnare, *i* Intermedium, *r* Radiale, *c* Centrale, 1—5 die fünf Carpalia, † Sesambein, *I—V* die fünf Metacarpen.

Bei **Crocodiliern**, wo, wie bei Anuren, jede Spur eines Intermediums fehlt, finden sich in der proximalen Carpalreihe zwei sanduhrförmige Knochen, wovon der eine, grössere, als Radiale, der andere, kleinere, als Ulnare zu deuten ist. Seitlich von diesem existiren auch hier die Spuren eines sechsten Fingers. Das Centrale ist wie bei Anuren und Säugern an den radialen Rand gerückt. Die distale Reihe der Carpalia tritt gegen die proximale stark in den Hintergrund. (Fig. 115.)

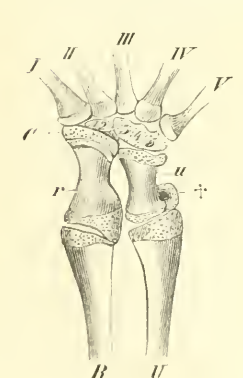


Fig 115. Carpus von Alligator luc. (junges Thier), rechte Seite von oben. *R, U* Radius, Ulna, *r* Radiale, *u* Ulnare *C* Centrale, 1—5 die fünf noch nicht ossificirten Carpalia, wovon 1 und 2, sowie 3, 4 und 5 je zu einem Stück zusammengeflossen sind, † Sesambein, *I—V* die fünf Metacarpen.

Von Interesse ist das Handskelet der Flugsaurier, bei denen der vierte, beziehungsweise fünfte (ulnare) Finger sich zu einem enorm langen und starken, vielfach gegliederten Stab verlängerte, der im Dienste der

1) Dies gilt in erster Linie für Chelydra serpentina, deren Carpus sogar noch ein doppeltes Centrale besitzt. Letzteres kommt übrigens auch noch Hatteria und dem fossilen Proterosaurus zu.

zwischen ihm und der ganzen Körperseite ausgespannten Flughaut gestanden haben muss (Pterodactylus, Rhamphorhynchus phyllurus, Fig. 116).

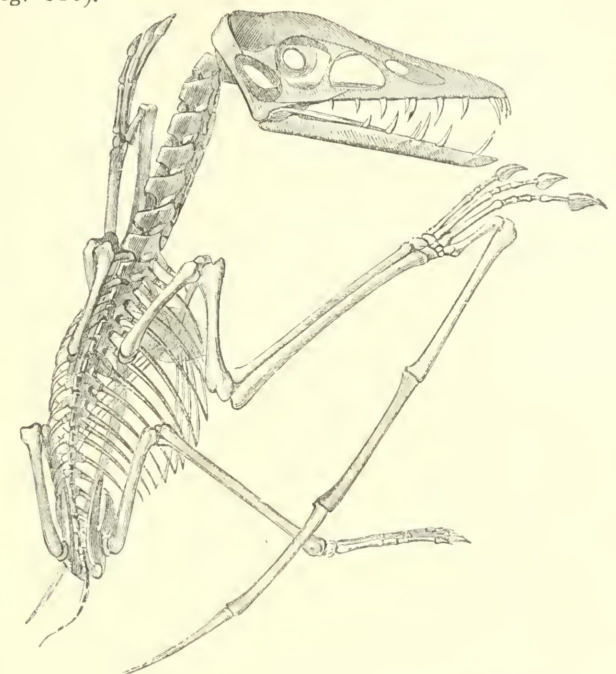


Fig. 116. Pterodactylus, nach GOLDFUSS. (Das Handskelet ist corrigirt.)

Merkwürdig ist, dass bei manchen fossilen Sauriern (Anomodontia, Theriodontia) auf der medialen Seite des Humerus ein Foramen supracondyloideum für den Durchtritt des Nervus medianus und der Arteria brachialis auftritt [1]). Jene triassische Reptilgruppe erscheint aber dadurch noch interessanter, dass die Beschaffenheit ihrer Vorderarmknochen nicht nur auf Beugung und Streckung, sondern auch auf Pronatio und Supinatio schliessen lässt. Es scheint sich also, ähnlich wie bei gewissen recenten Mammalia, um eine Greifhand gehandelt zu haben.

Der Tarsus erfährt bei allen Reptilien, zumal in seinem proximalen Abschnitt, eine überaus starke Reduction und leitet allmählich zum Vogeltypus hinüber.

So fliessen bei Schildkröten (Fig. 117) und Sauriern alle Stücke der pro-

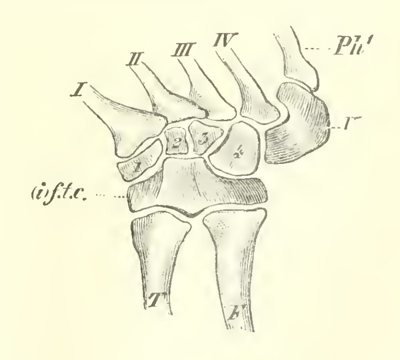


Fig. 117. Tarsus von Emys europaea, rechte Seite von oben. *T* Tibia, *F* Fibula, *(i)f.t.c.* die zu einem Stück vereinigten Tarsalia (Intermedium (?), Fibulare, Tibiale, Centrale) der ersten Reihe, 1—4 Tarsalia der zweiten Reihe, *Ph*¹ erste Phalanx des 5. Fingers, *I—V* die fünf Metatarsalia.

1) Auch auf der Radialseite des Humerus findet sich in weiter Verbreitung bei recenten und fossilen Reptilien ein für den Nerv. radialis bestimmter Canal.

ximalen Reihe zu einer Knochenmasse zusammen, welche bei Cheloniern einem Tibiale, Fibulare und Centrale entspricht. Bei Sauriern lässt sich ein Centrale tarsi nicht einmal mehr ontogenetisch nachweisen. Die Spur eines sechsten Strahles ist auch hier vorhanden. Ueber den Verbleib des Intermediums ist nichts bekannt.

In der zweiten Reihe legen sich drei bis vier discrete Tarsalia an, die aber z. Th. unter sich (Schildkröten) verwachsen können, so dass sich der Fuss immer mehr im Intertarsalgelenk bewegt (vogelähnliches Verhalten).

Bei Crocodiliern liegen in der proximalen Tarsalreihe zwei Knochen, wovon der eine einem Tibiale, Intermedium und Centrale, der andere einem Fibulare entspricht. Ersterer wird als Astragalus, letzterer, an welchem sich hier zum erstenmal in der Thierreihe ein Fersenhöcker entwickelt, als Calcaneus bezeichnet. In der distalen Reihe legen sich ursprünglich vier kleine Knorpel an, die aber später theilweise unter sich zusammenfliessen.

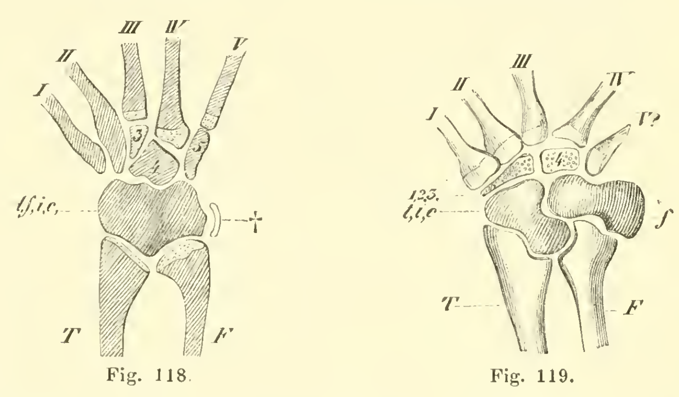


Fig. 118. Fig. 119.

Fig. 118. Tarsus von Lacerta muralis, rechte Seite von oben. *T* Tibia, *F* Fibula, *t*, *f*, *i*, *c* der einem Tibiale, Fibulare, Intermedium und Centrale entsprechende Knochen der proximalen Reihe, † Sesambein (Spur eines sechsten Strahles im Tarsus der Ascalaboten), 3—5 die drei Tarsalia der distalen Reihe, *I—V* die fünf Metatarsen.

Fig. 119. Tarsus vom Crocodil, rechte Seite von oben. *T* Tibia, *F* Fibula, *t*, *i*, *c* das zu einem Astragalus vereinigte Tibiale, Intermedium und Centrale, *f* Fibulare (Calcaneus), 1—3 erstes bis drittes Tarsale, zu einem Stück zusammengeflossen, 4 viertes Tarsale, *I—IV* erster bis vierter Metatarsus, *V?* Tarsale oder Metatarsale 5.

Vögel.

Indem die Vorderextremität der Vögel aus einem Gehwerkzeug zu einem Flugapparat geworden ist, verliert sie in ihrem peripheren Abschnitt ihre ursprünglichen Charaktere und erleidet Rückbildungen. Humerus und Antibrachium dagegen erfahren durch ihre Beziehungen zum Fluggeschäft eine ausserordentliche Entwicklung, strecken sich in die Länge und treten der Hinterextremität gegenüber, welche zu einem Träger der gesammten Körperlast geworden ist, in den Vordergrund (Fig. 120). Eine Ausnahme von dieser Regel machen nur die Laufvögel, bei denen die Vorderextremität ein regressives Verhalten zeigt.

Im Carpus treten in embryonaler Zeit noch sieben getrennte

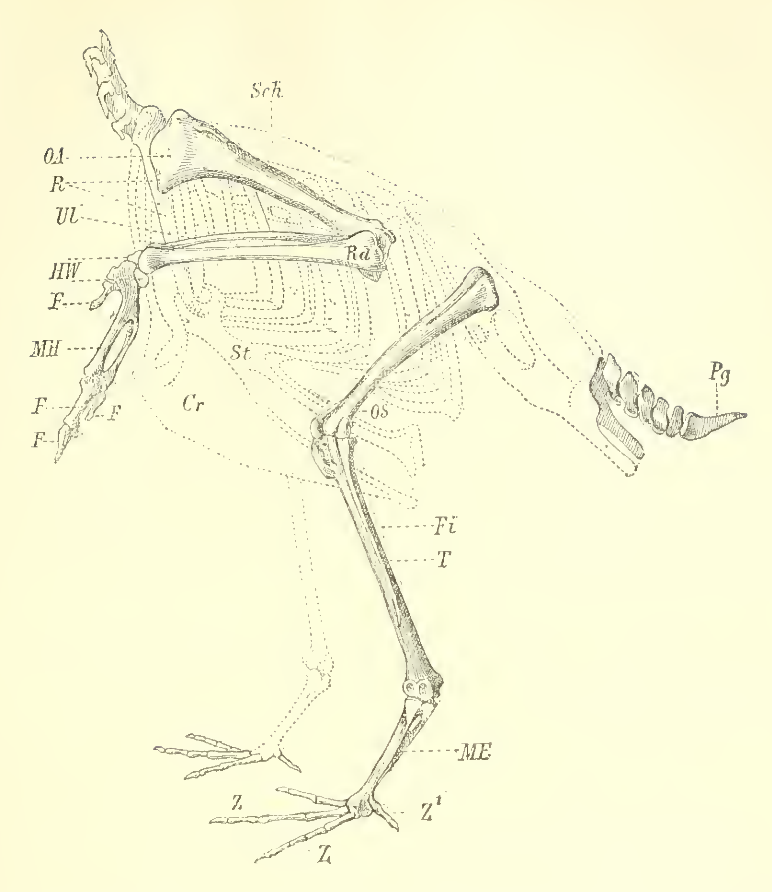


Fig. 120. Gliedmassen und Schwanz-Skelet eines Vogels (Carinate). Das Rumpfskelet ist durch Punkte angedeutet. *Sch* Schulterblatt, *R* Rabenschnabelbein (Coracoid), *St* Sternum mit Crista (*Cr*), *OA* Oberarmknochen, *Rd* Radius, *Ul* Ulna, *HW* Handwurzel, *MH* Mittelhand, *F*, *F* Finger, *Os* Oberschenkel, *T* Tibia, *Fi* Fibula, *MF* Mittelfuss, *Z*, Z^1 Zehen, *Pg* Pygostyl.

Stücke auf, worunter auch noch ein Centrale und Intermedium. Ein Theil davon fliesst später mit den Basen der Metacarpen zusammen, und im Carpus des erwachsenen Vogels bleiben schliesslich nur noch zwei freie Stücke, ein Radiale und Ulnare, erhalten.

Der Metacarpus besteht aus drei Spangen, welche basalwärts und z. Th. auch an der Peripherie (II und III) miteinander verwachsen sind. Daran schliessen sich die rudimentären Finger, welche nur aus einer geringen Zahl von Phalangen bestehen (Fig. 120).

Fingerkrallen, welche noch an allen drei Endphalangen des Archaeopteryx sassen, finden sich bei recenten Vögeln nur noch ausnahmsweise, wie z. B. bei Struthionen, bei Megapodius u. a.

Wie W. K. Parker gezeigt hat, legen sich in der Vogelhand ausser den bleibenden drei Fingern noch drei weitere an, wovon einer als „Praepollex" (vergl. hierüber die Säugethierhand) zu deuten sein soll. Er liegt

einwärts vom I. Metacarpus. Die andern liegen ulnarwärts vom II. resp. vom III. Metacarpus. Es fragt sich sehr, ob wir darin einen Hinweis auf primitive Verhältnisse zu erblicken haben.

Die schon bei Reptilien mehr und mehr zur Geltung kommende Reduction der **Fusswurzelknochen** erreicht bei den Vögeln ihr Maximum. Beim Embryo besteht der Tarsus noch aus drei Stücken, zwei kleineren, proximalen (Tibiale und Fibulare) und einem breiten, distalen Stück, welches dem Tarsale I—V entspricht.

Das Tibiale und Fibulare verwachsen später mit dem distalen Ende der Tibia, das distale Stück dagegen mit den Basen der Metatarsen, so dass also der Fuss des erwachsenen Vogels gar keine getrennten Tarsalia mehr besitzt. Gleichwohl aber darf man sagen, dass er sich, wie bei Cheloniern und Sauriern, im Intertarsalgelenk bewegt.

Der Anlage nach sind fünf wohlgesonderte Metatarsen vorhanden; später aber, nachdem sie zum grössten Theil miteinander zum „Laufknochen" verwachsen, weisen nur noch einige Spalten und Einsenkungen am proximalen und distalen Ende auf die frühere Trennung zurück.

Die Zahl der Zehen ist bei Vögeln auf vier, drei oder gar, wie bei Straussen, auf zwei herabgesunken.

Die Fibula, welche stets nur einen rudimentären Knochensplitter darstellt, ist mit der starken Tibia mehr oder weniger verwachsen und erreicht nie den Tarsus.

Säuger.

Hier bleibt die vordere Extremität entweder im Zustand eines einfachen Gehwerkzeuges, oder sie wird unter viel schärferer Individualisirung der Knochen des Vorderarms zu einem Greiforgan. Bei dieser Umwandlung lösen sich nämlich die anfangs straff miteinander verbundenen Vorderarmknochen allmählich von einander los und treten derart in gegenseitige Gelenkverbindung, dass der Radius eine ausgiebige Beweglichkeit erreicht, während die Ulna fest bleibt. Die ideale Bewegungsaxe geht in proximo-distaler Richtung durch das obere Ende des Radius und verlässt ihn dann, um, in die Ulna übertretend, diesen Knochen zu durchziehen. Wenn man nun daraus folgern kann, dass der Radius an seinem oberen Ende um seine eigene Axe, mit seinem unteren dagegen um eine fremde, d. h. ausser ihm liegende Axe sich dreht, so wird sich daraus weiter ergeben, dass er bei dieser Bewegung oben in loco bleibt, während er unten einen Bogen um die Ulna beschreibt, dabei die an ihn befestigte Hand mit sich nimmt und zugleich um ihre Längsaxe dreht. Diese durch eine besondere Muskelgruppe vollführte Bewegung, bei der die anfangs nach oben schauende Handfläche (Palma manus) nach abwärts gewendet wird, heisst **Pronatio**, die gegentheilige **Supinatio**.

Beide zeigen sich schon bei Marsupialiern angebahnt, zur höchsten Ausbildung aber gelangen sie erst bei den Primaten. Bei ihrem Zustandekommen spielte die während der Phylogenese immer

reicher sich differenzirende Musculatur eine grosse Rolle, allein darin liegt noch keine zureichende Erklärung für die verschiedene Lagerung, wie sie die homologen Knochen am Unterarm und Unterschenkel thatsächlich besitzen. Am letzteren Ort liegt die Tibia median-, an dem in Supinationsstellung befindlichen Unterarm der Radius lateralwärts. Während wir im ersteren Fall primitive Verhältnisse beibehalten sehen, handelt es sich im zweiten um eine Verschiebung derselben. Der Grund davon liegt in einer phylogenetisch und ontogenetisch zum Ausdruck kommenden Drehung des distalen Humerusendes.

Carpus und Tarsus stimmen am meisten mit demjenigen der Urodelen und Schildkröten überein, und hier wie dort kann es zum Zusammenfluss einzelner Stücke untereinander kommen. Dies gilt z. B. als Regel für das mit dem Tibiale zum Astragalus sich vereinigende Intermedium, sowie für das vierte und fünfte Carpale und Tarsale, welche im Carpus zum sogen. Hackenbein (Os uncinatum), im Tarsus zum Würfelbein (Os cuboides) verschmelzen. Seiner Anlage nach ist das Centrale im Carpus aller fünffingerigen Mammalia nachzuweisen, häufig aber verschmilzt es schon in fötaler Zeit mit dem benachbarten Radiale. Dies ist z. B. der Fall bei dem Gorilla, dem Chimpanzé und dem Menschen, doch kann es bei letzterem (in 0,4 % der Fälle) zeitlebens persistiren. Im Tarsus zeigt das Centrale ein conservativeres Verhalten und liegt häufig am medialen (tibialen) Fussrand.

Für die frühere Existenz eines sechsten und siebenten Fingers an der Hand und dem Fuss der Säugethiere sprechen zahlreiche vergleichend-anatomische und ontogenetische Beweise, und darauf deutet auch schon, wie wir gesehen haben, da und dort das Verhalten der Amphibien und Reptilien hin. Der eine der verlorenen „Strahlen" lag ulnar- resp. fibularwärts und wird noch durch das Os pisiforme angedeutet (Fig. 121 *p*); der andere befand sich einwärts vom Daumen, beziehungsweise der grossen

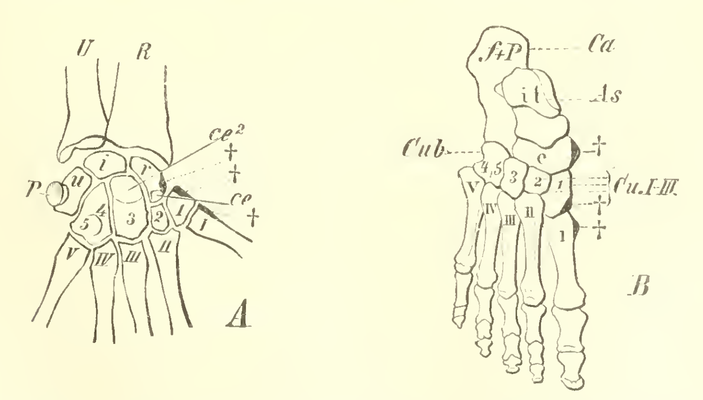


Fig 121. ***A*** Carpus des Menschen, ***B*** Fussskelet des Menschen. Praepollex und Praehallux sind schematisirt. *U* Ulna, *R* Radius, *r* Radiale-(Naviculare), *i* Intermedium-(Lunatum), *u* Ulnare (Triquetrum), *P* Pisiforme, *ce* Centrale mit dem Radiale verwachsen, *ce*² zweites Centrale (Kopf des Capitatum) (Carpale 3). 1—5 Die fünf Carpalia-(Tarsalia), wovon 4 und 5 zum Hamatum resp. Cuboides, *Cub.* verwachsen sind, † † † Spuren des Praepollex resp. Praehallux. Tarsale 1—3 wird als erstes bis drittes Keilbein (*Cu. I—III*) bezeichnet, *c* Centrale-(Naviculare) tarsi, *it* Intermedio-tibiale = Astragalus (*As*) oder Talus, f † *P* das zum Calcaneus (*Ca*) vereinigte Os pisiforme tarsi und das Fibulare. *I—V* Die fünf Metacarpen resp. Metatarsen.

Zehe. Sie werden als Praepollex und Praehallux bezeichnet (Fig. 121 ††). So hat also nicht die pentadactyle, sondern die heptadactyle Urform als Ausgangspunkt zu gelten.

Inwiefern die Tarsalia im Einzelnen den Carpalia entsprechen, ist z. Th. noch Gegenstand der Controverse. Dies gilt aber nur für die proximale Reihe zusammt dem einfachen oder doppelten Centrale; für die Elemente der distalen Reihe liegen die Verhältnisse ganz klar und ich verweise zu dem Behufe auf Fig. 121.

Von hohem Interesse ist der Rückbildungsprocess, welchem das Fuss- und Handskelet der Hufthiere im Laufe der geologischen Epochen unterworfen war. Diese Thiergruppe zerfällt in zwei grosse Abtheilungen, die Artiodactyli und Perissodactyli. Ersteres sind die Zweihufer, bei welchen der dritte und vierte Finger prävalirt und den Boden erreicht (Fig. 122 A—F), während bei den letzteren, den Einhufern, nur einer, nämlich der dritte Finger, jene Beziehungen eingeht (Fig. 123, 1—6).

Es lässt sich nun durch eine grosse Reihe (30) tertiärer Zwischenformen beweisen, dass alle Hufthiere von einer und derselben pentadactylen Urform abstammen; jedoch waren Zweihufer und Einhufer in der ältesten Tertiärzeit bereits scharf differenzirt, so dass man die gemeinsame Stammform in der Kreide suchen muss, und von dieser haben sich wahrscheinlich auch die Rüsselthiere abgezweigt.

Fig. 122. **A** Vorderfuss vom Schwein, **B** von Hyomoschus, **C** von Tragulus, **D** vom Rehbock, **E** vom Schaf, **F** vom Kamel. 2—5 zweiter bis fünfter Finger. — Nach Garrod (aus Bells Grundriss der vergl. Anatomie.)

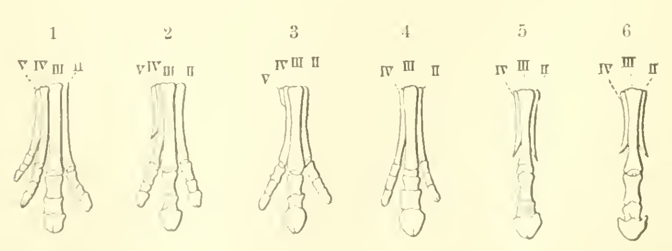


Fig. 123. Vorderfuss der Stammformen des Pferdes. 1 Orohippus (Eocän), 2. Mesohippus (oberes Pliocän), 3. Miohippus (Miocän), 4. Protohippus (oberes Pliocän), 5. Pliohippus (oberstes Pliocän), 6. Equus. II — V Finger.

Auf die verschiedenen, zu der Lebensweise in engster Beziehung stehenden Modificationen der vorderen Extremität kann hier nicht näher eingegangen werden und ich erinnere nur an die ausserordentliche Verlängerung der Phalangen bei Fledermäusen, an die grabenden Extremitäten des Maulwurfs und der Monotremen, an die in ein Ruder umgewandelten Gliedmassen der Cetaceen, ferner an die Oppositionsfähigkeit des Daumens etc. etc. Alles dieses erklärt sich von selbst, wenn man erwägt, dass ein so exponirter Apparat, wie die vordere Extremität, im Kampfe ums Dasein den ersten Vorstoss zu machen hat, so dass die ihn umgebenden, äusseren Einflüsse in allerstärkster Weise modificirend wirken müssen.

Bei der hintern Extremität der Säuger spielt die Fibula der Tibia gegenüber eine nur untergeordnete Rolle und der Oberschenkel ist häufig kürzer als der Unterschenkel.

Die vor dem Kniegelenk liegende **Patella** oder Kniescheibe kommt schon bei gewissen Sauriern, z. B. bei Varanus, und auch bei Vögeln, jedoch hier schon in weitester Verbreitung, vor. Mächtig entwickelt ist sie z. B. bei den Pinguinen. Unter den Säugern fehlt sie nur den Cetaceen, Sirenen, den Chiropteren und einigen Marsupialiern. Ueberall, wo sie auftritt, steht sie ausser allem genetischen Zusammenhang mit den Ober- und Unterschenkelknochen, ist also nicht, wie man früher annahm, mit dem Olecranon der Ulna zu homologisiren. Sie ist vielmehr ein ächter Sesamknochen, welcher durch die Reibung zwischen der Sehne des M. quadriceps femoris und der Kniegelenkkapsel entstanden zu denken ist.

Literatur.

K. Bardeleben. *Das Os intermedium tarsi der Säugethiere. Zool. Anz. VI. Jahrg.* 1883.

Derselbe. Beitr. zur Morphologie des Hand- und Fussskeletes. Sitz.-Ber. d. Jen. Gesellsch. f. Medic. und Naturw. 1885.

Derselbe. Ueber neue Bestandtheile der Hand- und Fusswurzel der Säugethiere, sowie das Vorkommen von Rudimenten „überzähliger" Finger und Zehen beim Menschen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XIX N. F. XII Suppl. Heft III 1886.

G. Baur. *Bemerkungen über den Astragalus und das Intermedium der Säugethiere. Morphol. Jahrb. Bd. XI.* 1885. *Enthält eine ausführl. Zusammenstellung der neueren Literatur über den Carpus und Tarsus. Siehe auch die zahlreichen andern Arbeiten dieses Autors im Zool. und Anat. Anzeiger vom Jahr* 1883 *bis auf heute.*

Derselbe. Beitr. zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Vertebraten. I. Theil. Batrachia. Jena 1888.

J. F. van Bemmelen. *Over den oorsprong van de voorste ledematen en de tongspieren bij Reptilien. Koninkl. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. Afdeeling Natuurkunde Zitting van* 30. *Juni* 1888.

A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VI. Die paarigen und unpaarigen Flossen der Selachier. Mittheil. aus der zoolog. Station zu Neapel. V. Bd.* 1. *Heft.* 1886.

C. Gegenbaur. *Unters. zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere: Schultergürtel der Wirbelthiere. Carpus und Tarsus und Brustflosse der Fische. Leipzig* 1864—1865.

Derselbe. Ueber das Archipterygium. Jen. Zeitschr. Bd. VII.

A. Götte. *Beitr. zur vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere: Brustbein und Schultergürtel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV.* 1877.

Derselbe. Ueber Entwicklung und Regeneration des Gliedmassenskelets der Molche. Leipzig 1879.

C. K. Hoffmann. *Beitr. z. Kenntniss des Beckens der Amphibien und Reptilien. Niederl. Archiv für Zool. Bd. III.*

G. B. Howes. *On the skeleton and affinities of the paired fins of Ceratodus with observations upon those of the Elasmobranchii. Proceed. Zool. Soc. London* 1887.

G. B. Howes *und* **R. Ridewood.** *On the Carpus and Tarsus of the Anura. Proceed. Zool. Soc. London.* 1888.
J. Kollmann. *Handskelet und Hyperdactylie. Anat. Anz. III. Jahrg.* 1888.
H. Leboucq. *Resumé d'un mémoire sur la morphologie du carpe chez les mammifères Bull. de l'Académie r. de médecine du Belgique.* 3. *sér. t. XVIII.*
Derselbe. Rech. sur la morphologie du carpe chez les mammifères. Arch. de Biol. Tome V. 1884.
E. Mehnert. *Untersuch. über die Entwicklung des Os pelvis der Vögel. Morphol. Jahrb. Bd XIII.* 1887.
E. Rosenberg. *Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale Carpi des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. I.* 1876.
J. Th. Thacher. *Median et paired fins etc. Transact. of the Connecticut Academy. III.* 1877.
R. Wiedersheim. *Salamandrina perspic. etc. Versuch einer vergl. Anat. der Salamandrinen. Genua* 1875.
Derselbe. Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. II. III.

C. Myologie.

Die **Muskeln**, oder, wie der vulgäre Ausdruck lautet, das Fleisch, zerfallen auf Grund ihrer histologischen Beschaffenheit in zwei Gruppen, nämlich in solche mit glatten und in solche mit quergestreiften Zellen, beziehungsweise Fasern. Erstere sind phylogenetisch älter und als Vorstufe der letzteren zu betrachten [1]).

Während die glatten oder organischen Muskelfasern bei Wirbelthieren vorwiegend an die Eingeweide, die Haut, den Urogenitalapparat und die Gefässe gebunden und dem Willen nicht unterworfen sind, findet die, fast ausnahmslos vom Willen beherrschte, quergestreifte oder animale Musculatur ihre vornehmliche Verwendung beim Aufbau der Körperwände und des Bewegungsapparates.

Im vorliegenden Capitel haben wir es ausschliesslich mit letzterer zu thun und auf Grund der Entwicklungsgeschichte kann man diese Muskeln folgendermassen eintheilen:

I. In parietale, aus Somiten stammende Muskeln.
- a) Rumpfmuskeln nebst dem M. coraco-hyoideus (sterno-hyoideus) der Fische und seinen Derivaten bei den höheren Vertebraten.
- b) Gliedmassenmuskeln.
- c) Muskeln des Augapfels.

II. In viscerale, aus den Seitenplatten stammende Muskeln.
- Kopfmuskeln mit Ausnahme der oben unter a) und c) erwähnten.

1) Nach neueren Untersuchungen lassen sich die quergestreiften Muskeln aller darauf bis jetzt untersuchte Wirbelthiere in zwei histologisch und physiologisch verschiedene Kategoricen bringen. In die eine gehören weissliche, resp. schwachröthliche, kernarme, in die andere dunkelrothe, an Hämoglobin und Kernen reiche Muskeln. Die weissen contrahiren sich schnell, die rothen langsam; zugleich ermüden die weissen ungleich schneller als die rothen. In jedem daraufhin genauer untersuchten Muskel finden sich beiderlei Arten gemischt, wie dies z. B. in exquisiter Weise für den Triceps humeri des Kaninchens gilt; allein die Mischung ist keine regellose, sondern eine ganz gesetzmässige. Gewisse Muskeln enthalten mehr von der einen, andere wieder mehr von der andern Art und dadurch wird ihre Leistungsfähigkeit, sowohl nach Kraft als nach Ausdauer, in bestimmter Weise beeinflusst. Die rothen Muskeln scheinen dauernd in einem gewissen Tonus zu sein, die weissen nicht.

Alle diese Muskeln stehen in der Regel in engen Beziehungen zum Skelet, welches sie unter Bildung von Sehnen theils als Ursprungs-, theils als Ansatzpunkt benützen, und aus diesen innigen Beziehungen beider folgt, dass eine reiche Differenzirung des einen Systems diejenige des andern nothwendig bedingt. Dieser **Skeletmusculatur** kann man ein anderes, oberflächlicher gelagertes, als **Hautmusculatur** gegenüberstellen.

An jedem Muskel, in seiner einfachsten Form, unterscheidet man einen Kopf oder Ursprung (Origo), einen Bauch (Venter) und einen Schwanz oder Ansatz (Insertio). Während die Muskeln des Stammes in der Regel platt sind, besitzen diejenigen der Extremitäten meistens eine langgestreckte, cylindrische oder prismatische Form. Daneben existiren aber noch Muskeln von den mannigfachsten Gestaltungen, wie z. B. mehrköpfige, zweibäuchige, einfach- oder doppeltgefiederte, säge- und terrassenförmige Muskeln. Bei allen diesen ist natürlich das Verhältniss zur Sehne ein äusserst wechselndes.

Sämmtliche Muskeln werden von fibrösen Scheiden, sogenannten Fascien, umgeben und sind dadurch sowohl unter sich (Ligamenta intermuscularia) als mit dem Integument und dem Skelet in der verschiedensten Weise verbunden. Jene Fascien sind mehr oder weniger Producte der Muskeln selbst und vermögen als sogenannte Aponeurosen Theile des Skeletes zu vertreten.

An allen den Stellen, wo es sich um eine bedeutende Reibung handelt, kann in dem Muskel oder seiner Sehne eine Verknöcherung (Sesambein) auftreten.

Die Neubildung, Entstehung mehrerer selbständig zu nennender Muskeln aus einem gegebenen Substrat, kann auf folgende verschiedene Weise vor sich gehen: erstens, durch Theilung des ursprünglichen Muskels in einen proximalen und distalen Abschnitt (Auftreten einer Zwischensehne), zweitens, durch Spaltung einer Muskelmasse in Schichten, drittens, durch Spaltung der Muskeln der Länge nach, viertens, durch Verwachsung zweier früher einmal getrennter und gemäss der Innervation nicht zusammengehöriger Muskeln. Durch letzteren Vorgang wird die Gesammtzahl der Muskeln natürlich vermindert.

Durch Aenderung seines Ursprunges und seiner Insertion kann ein Muskel nach Gestalt und Lage sehr bedeutende Veränderungen und Umwandlungen erfahren. Ist die Wirkung eines Muskels unnöthig geworden, so trägt er entweder mit seinem Rest zur Verstärkung eines benachbarten Muskels bei oder verschwindet spurlos.

In embryonaler Zeit sind die einzelnen Muskelgruppen, wie z. B. der hohe und tiefe Fingerbeuger des Armes oder die einzelnen Kaumuskeln, noch nicht von einander geschieden, sondern stellen noch ein einheitliches (mesodermales) Blastem vor, dessen Zerklüftung durch einwachsende, bindegewebige Scheidewände erst in späterer Entwicklungsperiode erfolgt. Erst dann differenziren sich die einzelnen Muskel-Individuen und diese individualisiren sich noch stärker beim allmählichen Gebrauch, also in der postembryonalen Zeit. Dabei verschwinden gewisse Muskelanlagen schon wieder in embryonaler Zeit und ebenso finden Lageverschiebungen statt.

I. Hautmusculatur.

Bei Fischen und Amphibien nur spärlich entwickelt, spielt dieselbe bei Reptilien und Vögeln durch ihre Beziehungen zu den Schienen, Schuppen und Federn eine grössere Rolle. Am mächtigsten aber entfaltet sie sich bei zahlreichen Säugethieren, wo sie sich über den Rücken, Kopf, Hals und über die Flanken ausdehnen kann (Echidna, Dasypus, Pinnipedier, Erinaceus etc.). Beim Menschen findet sich nur ein schwacher Rest in Form des über den Hals, sowie über einen Theil der Brust und des Gesichts sich erstreckenden Platysma myoides (vergl. die mimische Musculatur).

II. Musculatur des Skeletes.

Parietale Muskeln.

Dieselben bestehen in ihrer einfachsten Form auf jeder Seite des Körpers aus je zwei Hälften, einer dorsalen und ventralen. Erstere reicht nach vorne bis zum Hinterhaupt, letztere bis zum Schultergürtel, beziehungsweise bis zum Unterkiefer [1]). Beide stossen in der Seiten- sowie in der ventralen und dorsalen Mittellinie zusammen und jede besteht aus vielen, von Bindegewebe (**Myocommata**) umrahmten Muskelportionen (**Myomeren** oder **Somiten**), welche eine segmentale Anordnung zeigen und sich unter allmählicher Verschmälerung bis zum Schwanzende erstrecken (Fig. 124, 125). Dieser ursprünglich metamere Charakter der Parietalmuskeln bildet ein charakteristisches Merkmal aller Wirbelthiere und steht mit der Segmentirung des Axenskeletes und der Spinalnerven derart in correspondirendem Verhältniss, dass je ein Myomer in der Regel je einem Wirbel und einem Paar Spinalnerven entspricht.

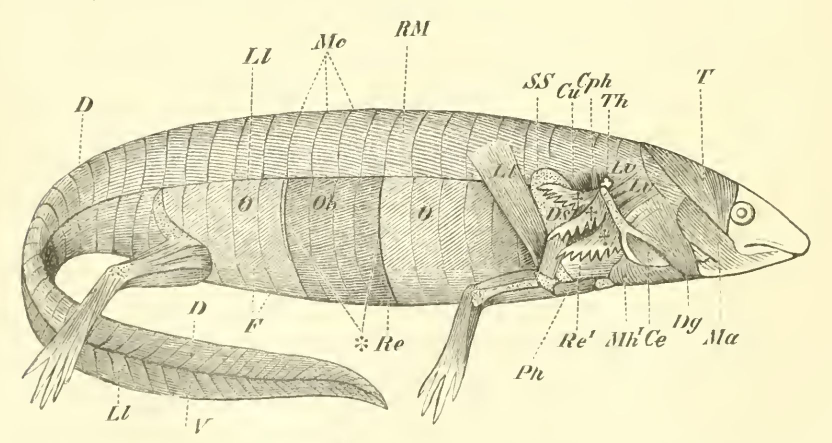


Fig. 124. Die gesammte Musculatur von Siredon pisciformis. *Ll* Linea lateralis. *D* Dorsale und *V* ventrale Hälfte der Schwanzmuskeln, *RM* dorsale Hälfte der Seitenrumpfmusculatur (Rückenmuskeln). *O*, *O* Aeusserstes, von der Linea lateralis

1) Amphioxus besitzt noch keine Seitenlinie, indem hier die dorsale und ventrale Hälfte des Seitenrumpfmuskels noch vollkommen ineinander übergehen.

entspringendes und in die Fascie *F* ausstrahlendes Stratum des M. obliquus abdominis externus. Bei * ist ein Stück davon ausgeschnitten, so dass das zweite Stratum dieses Muskels (*Ob*) frei zu Tage liegt. Bei *Re* geht dessen Faserverlauf aus der schiefen Richtung in die gerade über (beginnende Differenzirung des Rectus abdom.). Bei *Re*[1] sieht man das Rectussystem zum Visceralskelet verlaufen *Mc* Myocommata des Rückentheils der Seitenrumpfmusculatur. *T* Temporalis, *Ma* Masseter, *Dg* Digastricus mandibulae, *Mh*[1] Mylohyoideus (hintere Portion), *Ce* Kerato-hyoideus externus, *Lv* Levator arcuum branchialium, ††† Levator branchiarum, *Cph* Hals-Ursprung des Constrictor pharyngis, *Th* Gl. thymus. *Lt* Latissimus dorsi, *Ds* Dorsalis scapulae, *Cu* Cucullaris. *SS* Suprascapula, *Ph* Procoraco-humeralis.

Fische, Dipnoër und Amphibien.

Hier herrschen noch sehr primitive Verhältnisse, doch kommt es schon bei Fischen an der ventralen Körperseite zu Differenzirungen gewisser Muskelcomplexe, die man als Vorläufer von geraden und schiefen Bauchmuskeln (Rectus et Obliqui abdominis) bezeichnen kann. Im Gegensatz dazu besitzt die dorsale Hälfte der Parietalmuskeln durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch ein conservativeres d. h. ursprünglicheres Verhalten, als die ventrale, was wohl darauf zurückzuführen ist, dass letztere die in ihrem Volumen starken Schwankungen unterliegende Leibeshöhle zu umschliessen hat.

Noch weiter gediehen ist jener Differenzirungsvorgang bei gewissen Dipnoërn und namentlich bei geschwänzten Amphibien. Bei

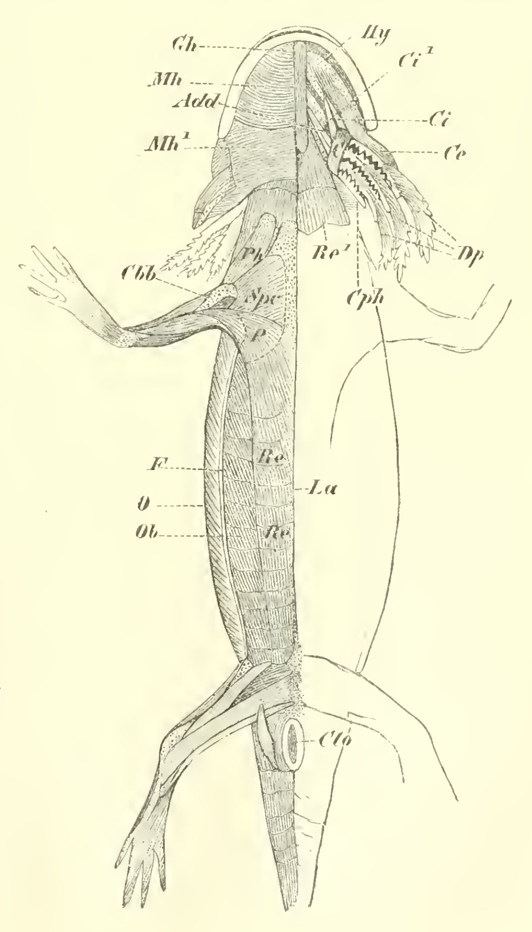


Fig. 125. Die gesammte Musculatur von Siredon pisciformis von der Ventralseite. *O* äusserstes Stratum des Obliquus externus, bei *F* in die Fascie ausstrahlend, welche hier durchschnitten ist, *Ob* zweites Stratum desselben Muskels, *Re* Rectus abdominis, bei *Re*[1] in die Visceralmusculatur (Sterno-hyoideus) und bei *P* in den Pectoralis major ausstrahlend. *Mh*, *Mh*[1] Vordere und hintere Portion des Mylohyoideus, welcher in der Mittellinie durchschnitten ist, so dass hier die eigentliche Visceralmusculatur frei zu Tage liegt. *Ce*, *Ci* Keratohyoideus externus und internus. Ersterer befestigt sich am Hyoid (*Hy*). *Add* Adductor arcuum branchialium, *C* Constrictor arcuum branchialium. *Cph* Vom hintersten Kiemenbogen entspringende Portion des Constrictor pharyngis. *Dp* Depressores branchiarum, *Gh* Genio-hyoideus, *Ph* Procoraco-humeralis, *Spc* Supracoracoideus, *Cbb* Coraco-brachialis brevis, *Clo* Cloake, *La* Linea alba abdominis.

letzteren kommt es sogar zu einer vierfachen Spaltung, d. h. -Schichtung, der ventralen Rumpfmusculatur, und bei den höheren Typen, wie bei der geschlechtsreifen Salamandra, sowie bei Tritonen ist ein rechts und links von der Medianlinie liegender Rectus abdominis deutlich differenzirt (Fig. 125 *Re*, *Re*).

Die äusserste Schicht des seitlichen Bauchmuskelsystems des Axolotls und der Salamanderlarven ist unsegmentirt und scheint sich auf höhere Formen nicht weiter zu vererben, wohl aber gilt dies für die drei übrigen Schichten, die man ihrem typischen Faserlauf entsprechend von aussen nach innen als Obliquus abdominis externus, internus und transversus unterscheidet (Fig. 124, 125 *O*, *Ob*).

Bei dieser stetig fortschreitenden Bildung neuer, immer schärfer individualisirter Muskeln und Muskelgruppen spielen wohl die veränderten Locomotions- und Respirationsverhältnisse eine grosse Rolle.

Während der äussere und innere schiefe Bauchmuskel von der Kopfgegend bis zum Beckengürtel reicht, ja, was den ersteren betrifft, sich in die ventrale Schwanzmusculatur direct fortsetzt, hört der Transversus in der Höhe des Herzens auf und steht in engster Verbindung mit der die Leibeshöhle auskleidenden Fascia transversa resp. dem Peritoneum, an deren äusserer Fläche er gelegen ist, ein Verhalten, das von den Urodelen an bei sämtlichen Wirbelthieren zu beobachten ist.

Diesen soeben von den Urodelen geschilderten Verhältnissen gegenüber zeigt das Rumpfmuskelsystem der Anuren insofern ein negatives Verhalten, als hier nur zwei Schichten von seitlichen Bauchmuskeln vorhanden sind und als der in der Larvenperiode noch vorhandene metamere Charakter derselben später mehr und mehr verwischt erscheint.

Reptilien.

Hier erheben sich die Parietalmuskeln auf eine wesentlich höhere Entwicklungsstufe. Massgebend dafür ist die feinere Ausgestaltung des Skeletes, die sich namentlich in den Rippen und dem Schultergürtel ausspricht. Das treibende Princip dabei ist die veränderte, rhythmisch werdende Respirationsweise, bedingt durch die mehr und mehr sich entfaltende Lunge.

Immer deutlicher bereitet sich eine Scheidung vor in Brust und Bauch und es kommt zu wohl ausgeprägten Musculi intercostales externi und interni. In der Lumbalgegend, wo sich die Rippen mehr und mehr aus der zwischen ihnen befindlichen Musculatur herausziehen, verliert letztere ihren intercostalen, d. h. segmentirten Charakter und bildet zusammenhängende, zwischen den letzten Rippen und dem Beckengürtel liegende, breite Massen, wie z. B. den dicht neben der Wirbelsäule liegenden Quadratus lumborum.

Der stets gut entwickelte Rectus abdominis zerfällt jederseits in drei Portionen, nämlich in eine Pars ventralis, interna (Unterabtheilung der vorigen) und lateralis.

Während sich in der dorsalen Hälfte des Seitenrumpfmuskels der Urodelen noch kein bedeutender Differenzirungsprocess bemerklich macht, ist dies in der Reihe der Reptilien in hohem Grade der Fall. Man unterscheidet hier einen M. longissimus, ileocostalis, Mm. interspinales, semispinales, multifidi, splenii, levatores costarum sammt den zu den letzteren gehörigen Scaleni.

Abgesehen von der Region der Cloaken-Gegend und der Schwanzwurzel, wo es ebenfalls zur Herausbildung neuer Muskeln (Ilio-, Ischio-, Pubi- und Lumbocaudalis, d. h. zu Hebern, Beugern, Vorwärtsziehern des Schwanzes, zu Muskeln des Afters und der Geschlechtsorgane) kommt, bewahrt die übrige Caudalmusculatur ihr primitives, von den Ahnen her vererbtes Verhalten.

Vögel.

Hier ist der ursprüngliche Charakter der Stamm-Musculatur noch ungleich verwischter als bei Reptilien.

Dies beruht in erster Linie auf der excessiven Entwicklung der Vorder-Extremitäten-Muskeln, wie vor Allem des Pectoralis major und der damit Hand in Hand gehenden Verlängerung des Brustbeines nach rückwärts.

Da ferner die letzten Rippen dem Becken sehr nahe liegen, so erleidet der für die Seitenbauchmuskeln bestimmte Raum eine starke Beschränkung.

Der M. obliquus abdominis externus und internus sind vorhanden, allein nur spärlich entwickelt, was namentlich für den letzteren gilt, der geradezu in Rückbildung begriffen scheint. Ein Transversus ist in der Bauchregion nicht einmal mehr in Spuren nachweisbar, dagegen tritt jederseits ein paariger, unsegmentirter Rectus auf. Er sowohl wie die schiefen Bauchmuskeln wirken durch Herabziehung der Rippen als kräftige Inspiratoren und zugleich als Compressoren der Bauchhöhle.

Die Intercostales externi und interni sind kräftig angelegt, und zum erstenmal tritt an der Innenfläche der Sternalenden der Rippen ein Triangularis sterni auf (letzter Rest des Transversus).

Die dorsale Partie der Stammmusculatur zeigt sich im Bereich des Rumpfes nur sehr spärlich, am Halse dagegen ausserordentlich reich entwickelt.

Beim Vogel erscheint Alles darauf berechnet, dem hoch entwickelten, den ganzen Organismus tief beeinflussenden Respirations-System, beziehungsweise dem Flugapparat, eine möglichst grosse Zahl von Muskeln dienstbar zu machen, und darin liegt eine wesentliche Differenz gegenüber den Reptilien (vgl. den Respirationsapparat der Vögel).

Säuger.

Hier sind stets drei Seitenbauchmuskeln, ein M. obliquus externus, internus und transversus, vorhanden. Sie sind mit einer einzigen Ausnahme (Tupaia) gänzlich unsegmentirt, stellen also einheitliche, breite Muskelplatten dar. Gegen die ventrale Mittellinie zu strahlen sie in starke Aponeurosen aus, welche den Rectus abdominis einscheiden. Letzterer ist jederseits nur einfach und besitzt eine wechselnde Zahl von Myocommata; nie hängt er mehr, was z. B. bei Urodelen noch der Fall ist, mit den (ab origine zu seinem System gehörigen) axialen Halsmuskeln, dem Sternohyoideus, Sternothyreoideus etc. zusammen, sondern stets schiebt sich zwischen beide das Sternum ein, ein Verhalten, das auch schon bei Sauropsiden zu beobachten ist.

An der Ventralseite des Rectus abdominis liegt bei Schnabel- und Beutelthieren der kräftige M. pyramidalis. Er nimmt seinen Ursprung von dem inneren Rand der Beutelknochen, steht zum Marsupium in wichtiger Beziehung und kann bis zum Sternum emporreichen. Mit dem Verlust der Beutelknochen unterliegt bei den höheren Säugern auch der M. pyramidalis einer Reduction resp. einem gänzlichen Schwund. Er ist übrigens häufig bis zu den Primaten hinauf noch in Spuren nachweisbar und entspringt dann stets in paariger Anordnung vom horizontalen Schambeinast, rechts und links von der Mittellinie.

Wie bei den Sauropsiden, so begegnen wir auch bei Säugern dem M. obliquus abdominis externus und internus in der Brustgegend wieder unter der Form der Mm. intercostales externi und interni.

Was ich oben von der Differenzirung der dorsalen Partie des Rumpfmuskels der Reptilien gesagt habe, gilt im Wesentlichen auch für die Säuger.

Viscerale Muskeln.

Sie gehen, wie oben erwähnt, aus den Seitenplatten (VAN WIJHE) hervor und können als Muskeln des Visceralskeletes (**Kiemen- und Kiefermuskeln**) bezeichnet werden[1]). Auf Grund jener Verschiedenheit der parietalen und visceralen Muskeln wird man auch eigenthümliche Verhältnisse der Kopfnerven gegenüber den Rückenmarksnerven erwarten dürfen.

Fische.

Abgesehen von den Cyclostomen, die ihrem eigenthümlichen Kopfskelet (Saugapparat) und Kiemenkorb entsprechend eine besondere Umgestaltung der cranio-visceralen Musculatur zeigen, lässt sich letztere bei Selachiern von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus betrachten. Sie zerfällt in folgende vier Gruppen oder Systeme:

1) Oberflächliche Ringmuskeln.
2) Obere Zwischenbogenmuskeln.
3) Mittlere Beuger der Bogen.
4) Ventrale Längsmuskeln.

Letztere nehmen den drei ersten gegenüber, welche enger zusammengehören, eine selbständigere Stellung ein.

Der oberflächliche, in das Gebiet des Vagus, Glossopharyngeus, Facialis und Trigeminus (Ramus III) fallende Ringmuskel wirkt im Wesentlichen als Constrictor, d. h. er verengert die gesammte Mund- und Kiemenhöhle, schliesst die Kiemenspalten und hebt das gesammte Visceralskelet sammt dem Boden der Mund- und Kiemenhöhle. Dabei zerfällt er in vier Unterportionen.

Die oberen und mittleren Beugemuskeln fallen ihrer Hauptmasse nach in das Gebiet des Vagus und Glossopharyngeus und wirken im Wesentlichen als Adductores arcuum branchialium, d. h. sie nähern die Kiemenbögen einander.

1) Dabei ist aber zu bemerken, dass einige Muskeln des Zungenbein-Kiemenapparates aus den Somiten stammen, dass sie also, worauf ich gleich zu Anfang hingewiesen habe, zu den parietalen Muskeln zu rechnen sind.

Die in das Gebiet des I. und II. Spinalnerven fallende ventrale Längsmusculatur ist als die directe Fortsetzung des ventralen Abschnittes der Stammmusculatur, also des bei Fischen gewissermassen noch latenten Rectus-Systemes aufzufassen. Wie letzteres, so besitzt auch die ventrale Längsmusculatur Myocommata und erstreckt sich vom vorderen Rand des Schultergürtels bis zum Unterkiefer, beziehungsweise nur bis zum Hyoidbogen (Musc. coraco-mandibularis und coraco-hyoideus).

Von diesem nur in seinen Grundzügen skizzirten Verhalten der cranio-visceralen Musculatur entfernen sich die Ganoiden und Teleostier nicht unbedeutend, und von einem directen Anschluss an die Selachier kann keine Rede sein. Der Grund der Verschiedenheit liegt in den gänzlich veränderten Skelet-Verhältnissen, und diese bedingen auch wieder eine scharfe Trennung der Ganoiden und Teleostier von einander. Bei letzteren hat man zu unterscheiden: 1) eine Kiefermusculatur, 2) Muskeln an den dorsalen- und 3) an den ventralen Enden der Visceralbogen.

Der einzige Vertreter des bei Selachiern so reich entwickelten Systems der ventralen Längsmuskeln ist der Sternohyoideus.

Jede der obgenannten drei Gruppen zerfällt wieder in Unterabtheilungen, doch kann auf die oft sehr complicirten Einzelheiten hier nicht näher eingegangen werden.

Amphibien.

Es ist a priori zu erwarten, dass die Musculatur des Visceralskeletes bei kiemenathmenden Amphibien reicher entwickelt ist, als bei lungenathmenden. Dort werden wir also primitiveren, an niedrigere Formen sich anschliessenden, hier dagegen modificirten resp. reducirten Verhältnissen begegnen.

Zwischen beiden Unterkieferhälften liegt als letzter Rest des Musculus constrictor der Fische ein in das Gebiet des dritten Trigeminus und des Facialis fallender, quergefaserter Muskel (M. mylohyoideus). Er steht als Heber des Bodens der Mundhöhle in wichtigen Beziehungen zum Athmungs- und Deglutitionsgeschäft und setzt sich durch die ganze übrige Reihe der Wirbelthiere fort bis zum Menschen hinauf (Fig. 124, 125 *Mh*, *Mh*[1]).

Ueber dem Mylohyoideus, d. h. dorsal von ihm, liegt wieder die mit Myocommata versehene Fortsetzung der Stammmusculatur, nämlich der Omo-, Sterno- und Geniohyoideus (Fig. 125 *Re*[1], *Gh*). Auch diese Muskeln, welche als Rück- resp. als Vorwärtszieher des Visceralskeletes fungiren, werden vom I. und II. Spinalnerven versorgt.

Im Gegensatz zu den Fischen kommt es bei Amphibien zur Differenzirung einer eigentlichen Zungenmusculatur, nämlich zu einem Hyoglossus und Genioglossus, aber auch diese sind aus dem vordersten Ende der ventralen Stammmusculatur hervorgegangen zu denken (Wiedersheim) und setzen sich von den Amphibien auf alle übrigen Wirbelthiere fort. Ihr Innervator ist der Hypoglossus resp. der I. Spinalnerv.

Was nun die Muskeln des Zungenbeines und der Kiemenbogen betrifft, so kann man sie bei Perennibranchiaten und

Salamanderlarven nach Analogie der Fische in eine ventrale und dorsale Gruppe zerfällen; bei erwachsenen Salamandern und Anuren schwindet letztere und nur die ventrale persistirt. Es handelt sich dabei um eine Hebung und Senkung, sowie um ein Vor- und Rückwärtsziehen der Branchialbogen. Dazu kommen noch Constrictoren des Pharynx, sowie (bei kiemenathmenden Thieren) Levatoren, Depressoren und Adductoren der Kiemenbüschel (Fig. 124 und 125) (Innervatoren: Vagus und Glossopharyngeus).

Die Kiefermuskeln zerfallen in einen vom N. facialis versorgten Senker (Digastricus s. Biventer mandibulae, Fig. 124 *Dg*) und in mehrere in das Gebiet des III. Trigeminus fallende Heber des Unterkiefers (Masseter, Temporalis und Pterygoideus, Fig. 124 *Ma*, *T*). Alle diese Muskeln, welche sich auf den Adductor mandibulae der Selachier und Ganoiden zurückführen lassen, nehmen ihren Ursprung vom Schädel, und zwar in der Gegend der Gehörkapsel.

Amnioten.

Mit der Vereinfachung des Visceralskeletes ist hier auch eine bedeutende Reduction der zugehörigen Musculatur eingetreten. Selbstverständlich fehlen sämmtliche auf die Kiemenathmung berechneten Muskeln und die ventrale Stammmusculatur wird, wie schon oben erwähnt, in ihrem Lauf nach vorwärts stets durch das Brustbein resp. den Schultergürtel unterbrochen. Gleichwohl aber begegnen wir auch hier am Hals und Boden der Mundhöhle den uns schon von den Amphibien her bekannten Muskeln, also dem Mylohyoideus, Sterno-, Omo- und Geniohyoideus, sowie dem Hyoglossus und Genioglossus. Dazu kommt noch ein M. sterno-thyreoideus und (in dessen Verlängerung gelegen) ein M. thyreo-hyoideus.

Eine neue Erwerbung der Säuger stellen dar die vom Processus styloideus oder vom Ligamentum stylo-hyoideum entspringenden, zahlreichen Variationen unterworfenen Mm. stylo-hyoidei, styloglossi und stylo-pharyngei. Sie liegen theils im Facialis-, theils im Glossopharyngeus-Gebiet und wirken als Retractoren der Zunge und Levatoren des Pharynx und Zungenbeines.

Die Kiefermuskeln sind dieselben wie bei den Amphibien, doch unterliegen sie, besonders was die Pterygoidei betrifft, einer viel schärferen Differenzirung und durchweg einer kräftigeren Ausbildung. (Bei Vögeln und Reptilien kann es noch zu secundären Abspaltungen kommen, wie z. B. beim M. temporalis.)

Mimische Muskeln.

Die mimische Musculatur ist zwar schon bei niedrigeren Vertebraten-Formen in Spuren nachweisbar, allein erst bei den Säugethieren gelangt sie zu höherer Entwicklung. Vor Allem gilt dies für die Primaten, so dass man sagen kann, sie hält — unter der Herrschaft des N. facialis stehend — gleichen Schritt mit der Entwicklung des Gehirnes, beziehungsweise des psychischen Lebens.

Bezüglich ihrer Phylogenese gelten folgende Gesichtspunkte. Der Umstand, dass das ganze vom N. facialis versorgte Muskelgebiet zusammengehört, lässt annehmen, dass die von dem genannten Nerv beeinflussten, zum Visceralskelet gehörigen und dem Antlitz ursprünglich fremden Muskeln Verlagerungen eingingen. Sie müssen sich von der Unterkiefer- und Nackengegend aufwärts bewegt haben, wobei sie in enge Beziehungen zuerst mit den die Ohr- und Mundöffnung umgebenden Weichtheilen, d. h. mit den ebenfalls erst secundär entstehenden Lippen und der Ohrmuschel [1]), traten.

Von diesen beiden Punkten dehnten sie sich weiter aus und erreichten neue Beziehungen zum Auge, zur Nasenöffnung, zur Stirne und zur Schläfengegend (Fig. 126, 127). Die Scheitel-

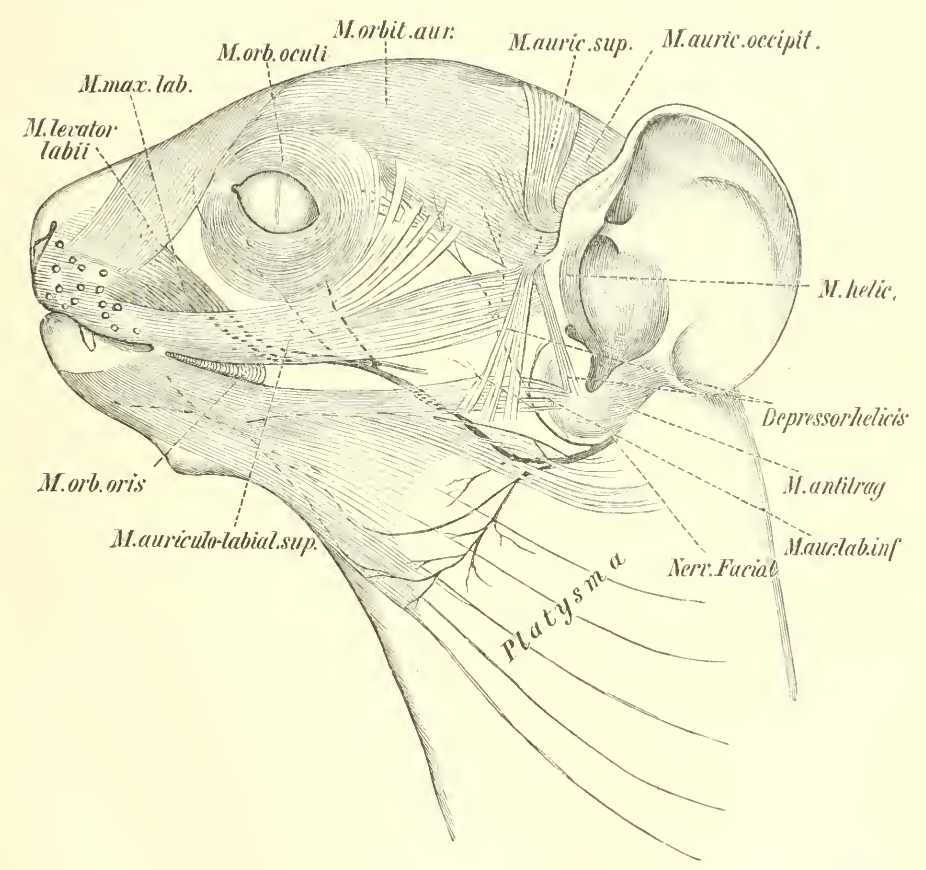


Fig. 126. Gesichtsmuskeln und -Nerven von Propithecus. Oberflächliche Muskellage mit den Verzweigungen des Facialis. Nach Ruge. Die Namen der einzelnen Muskeln sind aus der Figur ohne Weiteres ersichtlich.

1) Die auf der hinteren (medialen) Fläche der Ohrmuschel liegenden Mm. transversus und obliquus auriculae gehören dem System des M. auriculo-occipitalis resp. M. auricularis posterior an, während der M. trago-antitragicus als Abkömmling eines M. auriculo-labialis inferior zu betrachten ist. Die Helixmuskeln endlich, incl. M. pyramidalis (trago-helicinus) entstammen dem System des M. auriculo-labialis superior.

gegend wurde wahrscheinlich gleichzeitig erreicht, und zwar auf einem doppelten Wege, nämlich von der Stirn- und Schläfengegend einerseits, sowie von der Occipitalregion andrerseits. Dieser Doppelweg, für welchen die Ohrgegend die Grenzmarke bildete, war sozusagen vorgezeichnet durch den gleich nach seinem Austritt aus dem Schädel in einen vorderen (praeauricularen) und einen hinteren (postauricularen) Zweig sich theilenden N. facialis. Beide Muskelgruppen hingen einst unterhalb der Ohröffnung inniger zusammen und erst weiter oben, indem sie neue Ursprünge an dem sich immer mehr differenzirenden Kopfskelet gewannen — d. h. zu neuen Theilen in Beziehung traten, wurden sie selbständiger. Daneben her kam es da und dort durch Aberration von Muskelportionen zu schichtenweise erfolgenden Neubildungen von Muskeln und dadurch zu einer Steigerung ihrer Leistungsfähigkeit (Ruge).

Somit stellt das **Platysma myoides** (M. subcutaneus colli) den Mutterboden der Gesichtsmuskeln vor; es ist der unverbrauchte Rest einer auf den Kopf fortgesetzten Musculatur, die am Hals in indifferenter Form sich forterhalten hat (Gegenbaur).

Der beste Beweis hiefür liegt in dem Umstand, dass das Platysma des Menschen hie und da mit dem Zygomaticus minor, dem Orbicularis oculi, dem Auricularis anterior und dem Transversus nuchae direct zusammenhängt.

Es ist nun interessant, wie neben der Entstehung neuer, selbständiger Muskeln auch Umformungen in der Gesichtsmusculatur eintreten, welche mit einer mehr oder weniger vollständigen Rückbildung von Muskeln endigen.

Im letzteren Falle treten uns dann entweder sehnige, membranöse Gebilde, d. h. Fascien, an den betreffenden Stellen entgegen, oder han-

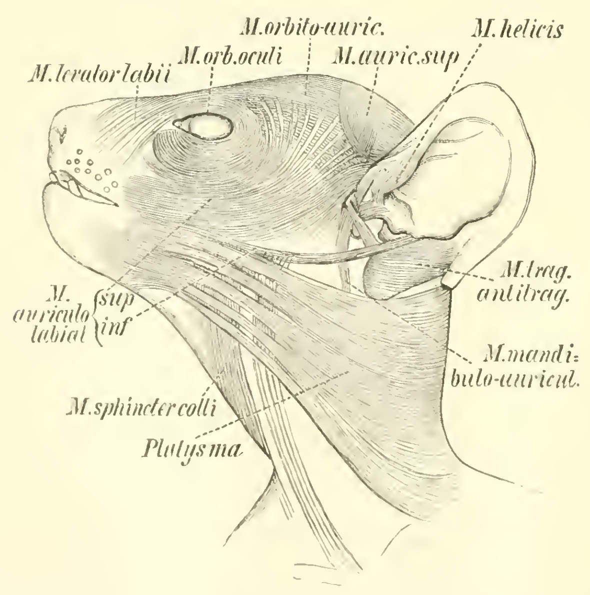


Fig. 127. Oberflächliche Gesichtsmusculatur von Lepilemur mustelinus; die tiefe Schicht ist am Halse erkennbar. Nach Ruge. Die Namen der einzelnen Muskeln sind ohne Weiteres aus der Figur ersichtlich.

delt es sich um einen totalen Schwund. So trat z. B. beim Menschen an Stelle des M. auriculo- (temporo-) labialis der Halbaffen die Fascia temporalis superficialis, an Stelle des M. sphincter colli derselben die Fascia parotideo-masseterica. Ebenso besteht ein grosser Theil der Galea aponeurotica des Menschen aus sehnig umgewandelten Bündeln des M. occipitalis (Ruge).

Bis jetzt war nur von dem Platysma myoides und seinen Derivaten in der Gesichtssphäre die Rede; nun liegt aber bei Halbaffen im Bereich des Halses unter jenem Muskel noch ein zweites, tieferes Hautmuskel-System, nämlich der Sphincter colli. Von diesem sind folgende Gesichtsmuskeln abzuleiten: der Sphincter oris, depressor tarsi, caninus (levator anguli oris des Menschen), der maxillo-labialis (levator labii proprius), buccinatorius, sowie endlich die speciellen Nasenmuskeln.

So sehen wir also sowohl die Derivate des Platysma myoides als die des Sphincter colli in ihren Hauptzügen um die Sinnesapparate herum gruppirt, indem sie hier als Oeffner und Schliesser oder — was die Lippengegend betrifft — auch als Werkzeuge zur Nahrungsaufnahme eine ausgedehnte Rolle spielen.

Mit ihrer Differenzirung geht nun eine Verästelung beziehungsweise Plexusbildung des Facialis derart Hand in Hand, dass dieser Nerv gewissermassen ausgesponnen wird. Bezüglich der hierbei in Betracht kommenden Anordnung seiner Fasern vergl. das Capitel über die Hirnnerven.

Muskeln der Gliedmassen.

Wenn irgendwo, so gilt hier der Satz, dass nur unter Berücksichtigung der Homologieen der Skelettheile, der Lagebeziehungen zu benachbarten Weichtheilen und der Nerven [1]) etwas Erspriessliches auf dem Gebiet der vergleichenden Myologie geleistet werden kann.

Leider sind aber die Arbeiten auf dem Gebiete der Extremitäten-Musculatur noch nicht ausreichend, um ein umfassendes Gesammtbild zu entrollen, und wir müssen uns deshalb darauf beschränken, nur eine in ganz allgemeinen Zügen gehaltene Skizze zu entwerfen.

In ihrer primitivsten Form, wie wir die Extremitäten-Musculatur, entsprechend den noch sehr einfachen Gliedmassen, bei Fischen und Dipnoërn finden, weist Alles darauf hin, dass wir sie als ein Derivat der Parietalmuskeln betrachten dürfen, und dies fanden wir ja auch durch die Entwicklungsgeschichte der Selachier bestätigt.

Bei Fischen und noch mehr bei Dipnoërn lässt sie sich (und dies gilt im Allgemeinen auch für die übrigen Wirbelthiere) in zwei Abtheilungen bringen. Die eine greift von der Seitenrumpfmusculatur, und zwar theils von der dorsalen, theils von der ventralen Hälfte auf den Schulter- und Beckengürtel über, die andere liegt im Bereich der freien Extremität. Letztere besteht bei den Fischen und Dipnoërn im Wesentlichen aus Levatoren, Adductoren und Depressoren der Flosse und diese können wieder in mehrere Schichten, in tiefe und hohe, zerfallen. Schon bei Amphibien aber werden die Verhältnisse, ent-

1) Von hohem Interesse sind die von Gadow ausführlicher behandelten Muskeln mit doppelter Innervationsquelle. Sie schicken sich gewissermassen dazu an, sich durch einen Abspaltungsprocess zu vermehren, und so muss man sie in phyletischer Beziehung als sehr primitive, einen niederen Zustand repräsentirende Muskeln betrachten.

sprechend der Umwandlung der Flosse in ein Geh-Organ, d. h. in einen mehrarmigen Hebel, viel complicirtere. Es treten Heber, Senker, Anzieher, Rückwärts-, Vorwärts-Zieher und Dreher des Schulter- und Beckengürtels auf. Dazu gesellen sich Strecker und Beuger der freien Extremitäten, und diese gliedern sich wieder in solche des Oberarmes und Oberschenkels, des Vorderarmes und Unterschenkels, der Hand, des Fusses, der Finger und Zehen. Kurz, die Zahl der Muskeln nimmt von den Urodelen an durch die Reihe der Reptilien und Vögel[1]) hindurch bis zu den Säugethieren beständig zu. Dabei tritt ihr Einfluss auf die Umgestaltung des Skeletes, wie vor allem auf den Gesichtsschädel, die Scapula, das Becken und den Tarsus deutlich hervor.

Die wichtigsten Schultermuskeln, welche wir bei höheren Formen einen immer breiteren Ursprung am Rumpfe gewinnen sehen, sind der Cucullaris, der morphologisch zu ihm gehörige Sterno-cleido-mastoideus, die Rhomboidei und der Levator scapulae. Es handelt sich dabei um Dreher, Vor- und Rückwärtszieher des Schulterblattes. Als Antagonisten dieser Muskeln fungiren der Serratus anticus major und der Pectoralis minor.

Am Beckengürtel, dessen Beweglichkeit derjenigen des Schulterblattes gegenüber sehr in den Hintergrund tritt, darf man nicht ohne Weiteres auf homologe Muskelgruppen schliessen; man hat es vielmehr in vielen Punkten mit ganz andern Verhältnissen zu thun. Viel ähnlicher verhält sich die im Dienst der freien vorderen und hinteren Extremität stehende Musculatur. Hier wie dort finden sich Aus- und Einwärtsdreher des Oberarmes wie des Oberschenkels, ferner an der medialen Seite mächtige Anzieher (Adductoren). Entsprechend der verschiedenen Winkelstellung des Ellbogen- und Kniegelenkes liegen die Streckmuskeln der vorderen Extremität an der hinteren, die der hinteren Extremität an der vorderen Peripherie, und gerade umgekehrt liegen die Beuger. Aus letzteren sind auch die an der Vorderextremität viel schärfer als an der hinteren individualisirten **Pronatoren** hervorgegangen. Die **Supinatoren** nahmen ihre Entstehung aus Streckmuskeln (vergl. das Nervensystem).

Wo es sich um Rückbildungsprocesse am Skelet handelt, geben dieselben immer auch die betreffenden Muskeln an. So tritt bei Scinken mit einer Verkümmerung des Gliedmassenskeletes gleichzeitig auch eine in distal-proximaler Richtung fortschreitende Verkümmerung der zugehörigen Musculatur ein.

Diaphragma.

Die ersten Spuren einer zwischen Brust- und Bauchhöhle sich einschiebenden musculösen Scheidewand begegnen uns bei den Uro-

1) Was die Muskeln der Schulter und des Oberarmes der Vögel anbelangt, so gewähren Crocodilier und Saurier und z. Th. auch Chelonier Anknüpfungspunkte. Der höhere Differenzirungsgrad beruht vor Allem auf einer ausserordentlichen Entfaltung derjenigen Muskeln, welche vornehmlich die Hauptexcursionen des Flügels bestimmen. Auf Grund dieses Verhaltens haben sich die betreffenden Muskeln auf benachbarte Skelettheile ausgedehnt, wodurch z. Th. sehr weitgehende Verlagerungen (Transpositionen) und Kreuzungen dorsaler und ventraler Muskelgruppen eingetreten sind. Die ventralwärts gehende Wanderung schlägt dabei vor. In vielen Fällen reicht das Skeletsystem für den Ursprung der betreffenden Muskelbildungen nicht mehr aus, weshalb hier andere Vorrichtungen bindegewebiger Natur (Flugmembranen) zu Hilfe genommen werden, um die Ursprungsfläche zu vergrössern. (FÜRBRINGER.)

delen. Hier sehen wir nämlich das vordere Ende des M. transversus abdominis sich mit einigen Ring- und Halbringfasern zwischen Pericard und Leber hineindrängen.

Bei Cheloniern und namentlich bei Crocodiliern und Vögeln[1]), wo die betreffenden Muskelbündel theils von der Wirbelsäule, theils von Rippen entspringen, zeigt sich die Anlage des Zwerchfells schon viel deutlicher, allein die durch Muskelsubstanz bewirkte Abkammerung der beiden grossen Körperhöhlen ist insofern noch keine vollkommene, als das Herz bei den Vögeln z. B. noch hindurchtritt. Erst bei Säugethieren erscheint ein vollkommen abschliessendes, kuppelartiges, von der Wirbelsäule, von den Rippen und dem Sternum entspringendes Zwerchfell, das als wichtiger Respirationsmuskel eine Verlängerung des Cavum thoracis in sagittaler Richtung erlaubt. Er erhält seine Innervation von dem aus dem Plexus cervicalis stammenden Nervus phrenicus und entsteht aus zwei Theilen, die ganz unabhängig von einander sind, einem pericardialen oder sternalen und einem pleuralen oder dorsalen. Ersterer ist fibrös, entsteht phyletisch früher und bildet das sogen. Centrum tendineum, in das die Muskeln von der Leibeswand hereinwachsen (vergl. das Pericardium). Bei dem ganzen Process der Diaphragmabildung handelt es sich also um allmähliche Abtrennung der drei ursprünglich zusammenhängenden Räume, nämlich des Cavum abdominale, pleurale und pericardiale.

Literatur.

C. Bardeleben. *Muskeln und Fascie. Jenaische Zeitschr. Bd. XV. N. F. VIII.*

A Dugès. *Rech. sur l'Ostéologie et la myologie des batraciens à leurs différents âges Paris* 1834.

A. Ecker *und* **R. Wiedersheim**. *Die Anatomie des Frosches. Braunschweig* 1864—1882.

M. Fürbringer. *Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenähnl. Sauriern. Leipzig* 1870.

Derselbe. Zur vergl. Anat. d. Schultermuskeln. 1. *u.* 2. *Thl. in: Jenaische Zeitschr. Bd. VII und VIII.* 3. *Thl. in: Morph. Jahrb. Bd. I.* 1876.

H. Gadow. *Ueber die Bauchmuskeln der Krokodile, Eidechsen und Schildkröten. Morph. Jahrb. Bd. VII.* 1881.

J. Henle. *Handbuch der systemat. Anatomie des Menschen. Braunschweig* 1868.

Humphry. *Siehe dessen zahlr. Abhandlungen im Journal of Anatomy und Physiology. Bd. III und VI.*

W. Leche. *Zur Anat. der Beckenregion bei Insectivora etc. K. Schwed. Acad. der Wissensch. Bd. XX. Nr.* 4. 1882.

J. Müller. *Vergl. Anat. d. Myxinoiden. Berlin* 1834—45.

G. Ruge. *Untersuchungen über die Gesichtsmusculatur der Primaten. Leipzig* 1887.

A. Schneider. *Beitr. z. vergl. Anat. u. Entw.-Gesch. der Wirbelthiere. Berlin* 1879.

L. Testut. *Les anomalies musculaires chez l'homme expliquées par l'anatomie comparée, leur importance en Anthropologie. Paris* 1884.

B. Vetter. *Unters. z. vergl. Anat. der Kiemen- u. Kiefermusculatur der Fische. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII und XII. N. F. I. Bd.*

J. W. van Wijhe. *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhdl. der K. Acad. der Wissensch. zu Amsterdam* 1883.

Ueber das Zwerchfell resp. den Herzbeutel handeln: **M. Cadiat**, *Du développement de la partie cephalothoracique de l'embryon, de la formation du diaphragma, des pleures, du péricarde, du pharynx et de l'oesophage. Journ. de l'anat. et de la physiol. Vol. XIV.* 1878.

W. His. *Mittheil. zur Embryologie der Säugethiere und des Menschen. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abth.* 1881

N. Uskow. *Ueber die Entwicklung des Zwerchfells, des Pericardiums und des Coeloms. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XXII* 1883.

---

1) Eine erneute Bearbeitung der betreffenden Verhältnisse bei Sauropsiden wäre sehr wünschenswerth. Vieles liegt hier noch im Unklaren.

D. Elektrische Organe.

Elektrische Organe finden sich bei gewissen Fischen, und zwar am stärksten entwickelt bei einem in südlichen Meeren häufig vorkommenden Rochen (Torpedo marmorata), einem südamerikanischen Aale (Gymnotus electricus) und einem afrikanischen Welse (Malopterurus electricus). Gymnotus, der Zitteraal, besitzt weitaus die stärkste elektrische Kraft, an ihn reiht sich der Zitterwels und an diesen der Zitterrochen. Die elektrischen Batterien dieser drei Fische liegen an verschiedenen Körperstellen, so bei Torpedo in Form einer breiten, den ganzen Körper durchsetzenden Masse seitlich am Kopf zwischen den Kiemensäcken und dem Propterygium (Fig. 128, *E*), bei Gymnotus in der ventralen Häfte des ungeheuer langen Schwanzes (Fig. 129, 130 *E*), also an der Stelle, wo man sonst die ventrale Hälfte des grossen Seitenrumpfmuskels zu finden gewohnt ist.

Bei Malopterurus endlich trifft man die Organe fast in der ganzen Circumferenz des Leibes, wo sie zwischen Haut und Musculatur, namentlich an den Seiten stark entwickelt sind und den ganzen Fisch mantelartig umhüllen.

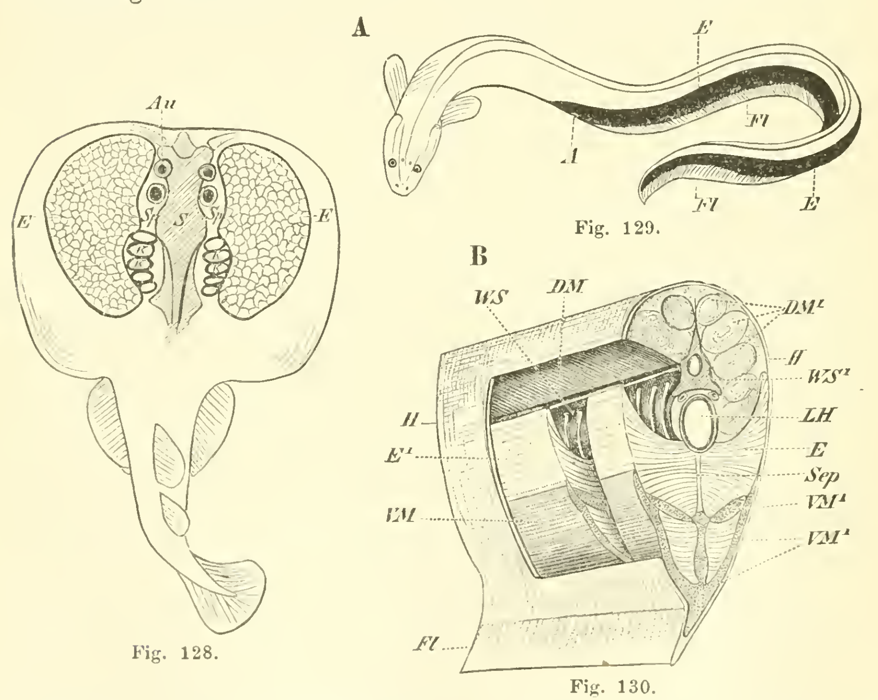


Fig. 128. Torpedo marmorata, das elektrische Organ (*E*) freigelegt. *S* Schädel, *Sp* Spritzloch, *KK* Kiemen, *Au* Auge.

Fig. 129, 130. Das elektrische Organ von Gymnotus electricus. *A* In seiner ganzen Ausdehnung. *B* Im Querschnitt. *H* Aeussere Haut, *Fl* Flosse, *DM*, *DM*¹ dorsale, theilweise im Quer-, theilweise im Längsschnitt sichtbare dorsale Hälfte des grossen Seitenrumpfmuskels, *VM*, *VM*¹ ebenso der ventralen Hälfte desselben. *E* das elektrische Organ im Querschnitt (*E*) und von der Seite (*E*¹), *WS*, *WS*¹ Wirbelsäule von der Seite mit den austretenden Spinalnerven und im Querschnitt, *LH* letztes Ende der Leibeshöhle, *Sep* sagittales, fibröses Septum, welches das elektrische Organ und die ventrale Rumpfmusculatur in zwei gleiche Hälften scheidet, *A* After.

Viel schwächere Schläge ertheilen jene Fische, die man früher als „pseudoelectrische“ bezeichnete, deren elektrische Kraft aber jetzt durch Experimente positiv nachgewiesen ist. Dahin gehören nach Abzug von Torpedo die übrigen Rochen, die verschiedenen Mormyrus-Arten und endlich Gymnarchus[1]). Bei allen diesen liegen die elektrischen Organe auf beiden Seiten des Schwanzendes, und zwar derart angeordnet, dass sich die metamere Schichtung der weiter nach vorne liegenden Muskelsegmente direct auf sie fortsetzt, wodurch z. B. bei den Mormyriden jederseits eine obere und eine untere Reihe von elektrischen Organen existirt.

Die elektrischen Apparate aller genannten Fische fallen in genetischer wie anatomischer Beziehung unter einen einheitlichen Gesichtspunkt. Alle sind als umgewandelte Muskelfasern und die dazu gehörigen Nerven als Homologa der motorischen Endplatten, wie wir sie sonst bei den Muskeln zu finden gewohnt sind, aufzufassen. Damit ist auch ihre Einreihung in das Capitel über das Muskelsystem hinlänglich motivirt[2]).]

Was den feineren Bau der elektrischen Organe anbelangt, so begegnen wir im Wesentlichen überall denselben Einrichtungen. Das Gerüste wird gebildet aus fibrösem Gewebe, welches theils in der Längs-, theils in der Queraxe des Organs verlaufend zu einem Fachwerk angeordnet ist, an dem wir Tausende von polygonalen oder auch mehr abgerundeten Kammern oder Kästchen unterscheiden. Indem sich letztere, sei es in der Längsaxe des Körpers (Gymnotus, Malopterurus) oder in dorso-ventraler Richtung (Torpedo) an einander reihen, entstehen förmliche prismatische Säulen, wie dies aus Fig. 131 zu ersehen ist.

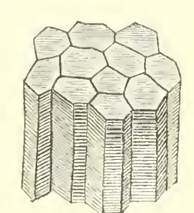


Fig. 131. Elektrische Säulen von Torpedo marmorata. (Halbschematisch.)

In dem zwischen den Kästchen resp. Säulen liegenden Bindegewebe verlaufen zahlreiche Gefässe und Nerven, welch letztere in ausserordentlich dicke Scheiden eingeschlossen sind und je nach der Art des Fisches den allerverschiedensten Ursprung haben. So entspringen sie bei Torpedo aus dem in der Gegend des Nachhirns liegenden Lobus electricus, nur ein Ast kommt aus dem Trigeminus; bei sämmtlichen pseudo-elektrischen Fischen, ebenso auch bei Gymnotus, wo über 200 Nerven zum elektrischen Organ treten, stammen sie vom Rückenmark und höchst wahrscheinlich stehen sie zu den, bei letzterem Fisch besonders stark entwickelten Vorderhörnern des Rückenmarks in nächster Beziehung. Sehr merkwürdig ist, dass die elektrischen Nerven des Zitterwelses jederseits von einer monströsen, in der Nähe des zweiten Cervicalnerven gelegenen Ganglienzelle entspringen, die sich bis gegen das Schwanzende des Thieres in eine enorme, immerwährend sich theilende Nerven-Primitivfaser fortsetzt. Letztere ist von einer dicken Scheide umgeben.

1) Nach G. Fritsch stehen die elektrischen Organe des Gymnarchus histologisch noch niedriger, als die des Genus Raja, und sind sie wahrscheinlich keiner willkürlichen Entladungen fähig; ja vielleicht handelt es sich nur um Wundernetze und um gar keine elektrischen Organe.

2) Dieser Auffassung steht eine andere von G. Fritsch schroff gegenüber. Danach würden die elektrischen Organe von Malopterurus nicht aus Muskelgewebe, sondern aus umgewandelten Drüsenelementen hervorgehen.

Erkundigen wir uns nun nach dem feineren histologischen Verhalten der peripheren Nervenenden, so werden wir dadurch zugleich auch auf die Definition jener Gebilde geführt, die man als elektrische oder als End-Platten zu bezeichnen pflegt.

Ich kann summarisch verfahren, indem alle elektrischen Fische principiell hierin miteinander übereinstimmen.

Nachdem der im Kästchenseptum verlaufende Nerv unter immer zunehmender Verjüngung seine dicke Nervenscheide nach und nach verloren und er allmählich aufgehört hat doppelt contourirt zu sein, schwillt er plötzlich keulenförmig an und zerfällt darauf in eine Unzahl von Primitivfasern, die sich baumartig feiner und feiner verästeln, ohne jedoch unter einander geschlossene Maschen zu bilden, so dass man von keinem eigentlichen Nervennetz sprechen kann. Bei Torpedo erfolgt die letzte Nervenausbreitung an der ventralen Seite jenes Gebildes, das man als elektrische Platte bezeichnet (Fig. 132 *EP*), bei Gymnotus dagegen auf dessen hinterer, dem Schwanz zugekehrten Fläche. Bei Malopterurus endlich tritt der Nerv, wie bei Gymnotus, auch von hinten an die elektrische Platte heran, macht an ihr aber nicht Halt, sondern perforirt sie, um sich auf ihrer vorderen, dem Kopf zugekehrten Fläche zu verbreiten [1]). Man muss diese Differenz wegen der später zu besprechenden Richtung der elektrischen Schläge wohl im Auge behalten.

Die elektrische Platte stellt eine homogene, in frischem Zustand transparente Scheibe dar, die von einer besonderen Membran umgeben ist und in deren Innerem sich sternartige Zellen mit langen Fortsätzen finden. Ihre beiden Flächen (Fig. 132 *EP*) zeigen unregelmässige Erhabenheiten, die durch seichtere oder tiefere Einschnitte von einander getrennt sind und so dem Ganzen ein gelapptes Aussehen verleihen.

Indem nun diese Scheibe, die wir, wie oben schon erwähnt, als umgewandelte Muskelsubstanz aufzufassen haben, mit der anliegenden Nervenplatte untrennbar fest verwachsen ist, so geht daraus hervor, dass die elektrische Platte nicht, wie man früher glaubte, ein einheitliches Gebilde darstellt, sondern aus zweierlei Gewebselementen hervorgegangen zu denken ist. Das Kästchen wird durch sie nicht ganz ausgefüllt, sondern stets bleibt an ihrer oberen (Torpedo) resp. vordern (Gymnotus, Malopterurus) Fläche und der nächsten Kästchenwand ein Raum übrig, der von Gallertgewebe, oder da und dort auch nur von Flüssigkeit erfüllt ist (Fig. 132 *G*). Die Seite

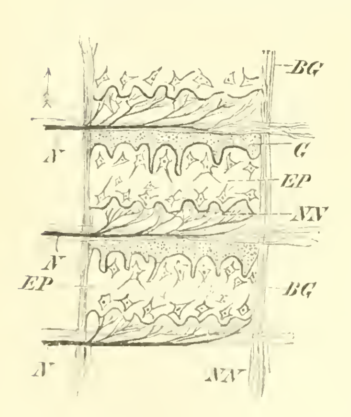


Fig. 132. Schnitt durch die elektrischen Kästchen. Starke Vergrösserung, halbschematisch. *BG* Bindegewebiges Gerüste (Kästchenwände), *EP* elektrische Platten, *N* Nerv im Begriff, in die Septa der Kästchen einzutreten, *NN* lezte Endfasern des eingetretenen Nerven an der hinteren, beziehungsweise unteren Fläche je eines Kästchens, *G* Gallertgewebe, der Pfeil zeigt die Richtung gegen den Kopf, resp. gegen die Dorsalseite des Thieres an.

1) Babuchin, der Malopterurus in frischem Zustande zu untersuchen Gelegenheit hatte, bestreitet die Durchbohrung der Platte durch den Nerv aufs Entschiedenste; ob mit Recht, müssen neuere Untersuchungen lehren.

der elektrischen Platte, an welcher sich die Nerven-Endausbreitung findet, ist im Moment des Schlages elektronegativ, die entgegengesetzte elektropositiv, und es ist deshalb bei der entgegengesetzten Anordnung der Theile bei Gymnotus und Malopterurus erklärlich, dass der elektrische Schlag bei diesen Fischen nicht in derselben, sondern in verschiedenen Richtungen erfolgen muss; so bei Malopterurus vom Kopf gegen den Schwanz, bei Gymnotus aber in umgekehrter Richtung. Bei Torpedo geht der Schlag von unten nach oben.

Experimente haben gelehrt, dass alle elektrischen Fische gegen elektrische Ströme immun sind; doch hat dies seine Beschränkung, indem frei präparirte Muskeln und Muskelnerven, sowie die elektrischen Nerven selbst durch den Strom erregbar sind. „Die höchste und letzte Frage in Betreff der Zitterfische ist natürlich die nach dem Mechanismus, wodurch die elektrischen Platten vorübergehend in Spannung gerathen. Die Beantwortung dieser Frage, obschon vermuthlich nicht so schwierig, wie die der Frage nach dem Mechanismus der Muskelverkürzung, ist doch noch im weiten Felde.“ (du Bois-Reymond.) Das Einzige, was man mit Sicherheit behaupten kann, ist das, dass sie unter dem Einfluss des Willens elektromotorisch werden.

Literatur.

Babuchin. *Uebers. der neueren Untersuchungen über Entwicklung etc. der elektrischen und pseudoelektrischen Organe. Arch. f. Anat. und Physiol.* 1876.

E. du Bois-Reymond. *Gesammelte Abhandlungen zur allg. Muskel- und Nervenphysik. Bd. II.*

A. Ecker. *Entwickl. der Nerven des elektr. Organs von Torpedo Galv. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I.* 1848.

Derselbe. Unters. zur Ichthyologie. Freiburg 1857.

G. Fritsch. *Die elektr. Fische. Nach neuen Untersuchungen anatomisch-zoologisch dargestellt. Abth. I. Malopterurus electricus. Leipzig* 1887. (*Siehe auch die andern Schriften dieses Autors in den Sitz.-Berichten der Berliner Academie der letzten* 5 *Jahre.*)

C. Sachs. *Beobachtungen und Versuche am südamerikanischen Zitteraale (Gymnotus electricus). In Briefen an den Herausgeber (du Bois-Reymond) und mit Vorbemerkungen des letzteren. Arch. f. Anat. und Physiol.* 1877.

E. Nervensystem.

Dem aus dem Ektoderm („Sinnesblatt“) stammenden und durch seine frühe Anlage schon auf seine hohe Bedeutung hinweisenden Nervensystem liegen dreierlei Bauelemente zu Grunde, erstens **Ganglienzellen**, zweitens doppeltcontourirte und blasse **Fasern**, drittens das als Scheide resp. als Kittsubstanz fungirende **Neurilemm** und die **Neuroglia** [1]). Dazu treten endlich noch mesodermale (bindewebige) Hüllmassen.

1) Letztere, welche sich sowohl an der äusseren Fläche als auch an den das centrale Lumen begrenzenden Flächen des Centralnervensystemes in besonders starker Ausprägung findet, kann geformt (Zellen mit Ausläufern) oder ungeformt sein und bildet durch ihr netziges Gefüge eine Art von Grundsubstanz, in welche die nervösen Elemente wie in einen Rahmen eingelassen sind (Neuro- oder Myelospongium). Die Neuroglia- oder Gliazellen können verhornen („Hornspongiosa“), und dies ist in Anbetracht ihrer Abkunft aus ektodermalem Gewebe leicht begreiflich.

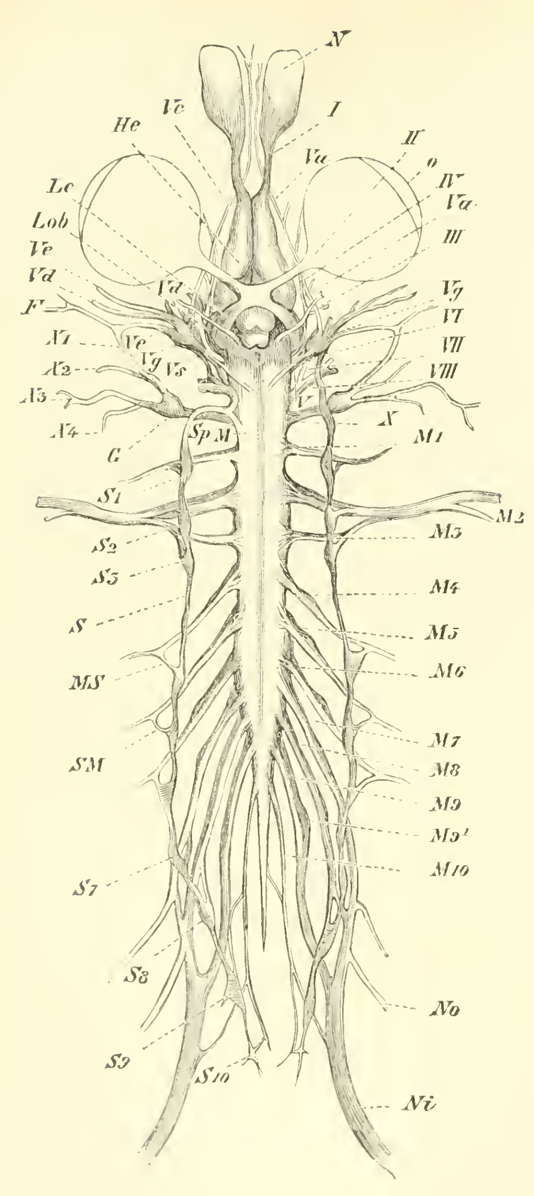


Fig. 133. Das gesammte Nervensystem des Frosches nach A. ECKER. *He* Grosshirnhemisphären (Vorderhirn). *Lob* Lobi optici (Mittelhirn), *Lc* Tractus opticus, *M* Rückenmark, M^1—M^{10} Rückenmarksnerven, welche bei *SM* schlingenartige Verbindungen mit den Ganglien (S—S^{10}) des Sympathicus *S* eingehen, *No* Nervus obturatorius, *Ni* Nervus ischiadicus, *I*—*X* erstes bis zehntes Hirnnervenpaar (die Namen sind aus dem Text zu entnehmen), *G* Ganglion N. vagi, *Vg* Ganglion Gasseri. *o* Bulbus oculi, *N* Nasensack, *Va*—*Ve* die verschiedenen Aeste des Trigeminus, *F* N. facialis, *Vs* Verbindung des Sympathicus mit dem Ganglion Gasseri, X^1—X^4 die verschiedenen Aeste des Vagus. Einzelne Fasern des Sympathicus sollten den Vagus in peripherer Richtung begleiten.

Das Nervensystem zerfällt in folgende drei Hauptabschnitte, das **centrale**, das **periphere** und **sympathische System**. Das erstere, unter welchem wir das **Gehirn** und **Rückenmark** begreifen, entsteht direct aus dem Ektoderm, während die peripheren Nerven mit ihren Ganglien sich erst secundär anlegen. Der Zeit nach als drittes entsteht das sympathische Nervensystem, und zwar in engstem Connex mit dem peripheren, doch kann erst später näher darauf eingegangen werden.

I. Das centrale Nervensystem.

Das centrale Nervensystem erscheint in seiner ersten Anlage als eine dorsal von der Rückenseite, in der Körperlängsaxe gelagerte Rinne, die man als **Medullar-Rinne** bezeichnet. Von der Hautoberfläche her sich einsenkend, besteht sie wie diese ursprünglich nur aus isolirten, epithelialen Zellen; erst später, nachdem sich die Rinne, mit ihren Rändern dorsalwärts verwachsend, zur **Medullar-Röhre** geschlossen hat, kommt es zur Ausbildung von Fasern und dadurch zur physio-

logischen Leitung in centripetaler (sensible Bahnen) und centrifugaler (motorische Bahnen) Richtung.

Frühe schon lässt sich der vordere, kopfwärts schauende Abschnitt des Medullar-Rohres durch seine stärkere Ausdehnung als Gehirnanlage, der hintere, ungleich längere und schlankere Abschnitt, der anfangs mit dem Schwanzdarm durch den Ductus neuroentericus in offener Verbindung steht, als späteres Rückenmark unterscheiden [1]). Beide entstehen also aus einer und derselben einheitlichen Grundanlage und schliessen einen Canal ein, den man im Rückenmark als **Canalis centralis,** im Gehirn als **Ventrikelraum** bezeichnet. Anfangs sehr weit, erfahren beide, zumal der erstere, eine um so grössere Beschränkung, je mehr sich die Wandungen verdicken.

Bei zahlreichen Wirbelthieren (Teleostier, Salamandra atra, Lacerta, Hühnchen, vielen Säugern z. B. Maus, Hund, Rind, Schaf, Mensch) existirt in embryonaler Zeit eine theilweise Segmentation der Medullar-Röhre; allein, da letztere, worauf ich schon in den allgemeinen Betrachtungen über die Stammesgeschichte der Vertebraten aufmerksam gemacht habe, ihrer ursprünglichen Anlage nach ein durchaus einheitliches Gebilde darstellt, so handelt es sich bei jener Gliederung, so gut wie bei der Gliederung der Wirbelsäule, nur um eine secundäre Erscheinung und um keine primäre Metamerie.

1) Das Rückenmark (Medulla spinalis).

Während das Rückenmark anfangs von gleichmässiger Dicke ist, treten an ihm bei fortschreitender Entwicklung in der Regel an ganz bestimmten Regionen Anschwellungen auf. Dies gilt für die Arm- und Lendengegend, d. h. für jene Stellen, wo es sich um Aussendung stärkerer, für die Gliedmassen bestimmter Nerven handelt.

Ursprünglich in gleicher Länge, wie das Wirbelrohr sich anlegend (Fig. 134 *A*), bleibt das Rückenmark später häufig im Wachsthum hinter jenem zurück und erscheint dann wesentlich kürzer. In diesem Falle (Primaten, Chiropteren, Insectivoren, anure Batrachier) strahlt es an seinem Ende in ein Nervenbüschel, die sogen. Cauda equina [2]) (Fig. 134 ***B***), auseinander; diese liegt noch innerhalb des Wirbelkanales und lässt die Sacralnerven aus sich hervorgehen. Gleichwohl erstreckt sich auch unter solchen Ver-

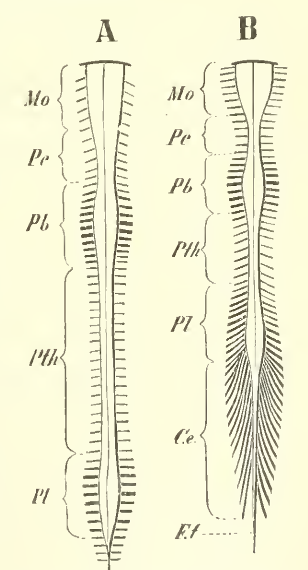


Fig. 134. Schematische Darstellung des Rückenmarkes mit den austretenden Nerven. ***A*** Ein solches, welches bis zur Schwanzspitze geht. ***B*** Ein anderes, welches weit nach vorne von letzterer schon aufhört und nur das Filum terminale *F.t.* nach hinten entsendet. *Mo* Medulla oblongata, *Pc* Plexus cervicalis, *Pb* Pl. brachialis, *Pth* Nervi thoracici, *Pl* Pl. lumbo-sacralis, *Ce* Cauda equina.

1) Bei Cyclostomen, Teleostiern und Knochenganoiden handelt es sich um eine compacte Anlage des Centralnervensystems und um eine erst secundär erfolgende Höhlung desselben. Wenn auch darin kein principieller Unterschied zu sehen ist, so ist die Thatsache doch sehr bemerkenswerth.

2) Bei Vögeln kann man von keiner Cauda equina sprechen, da die austretenden

hältnissen noch eine axiale Verlängerung der Medulla weit nach hinten, allein dieselbe ist auf einen dünnen, fadenartigen Anhang reducirt (Filum terminale).

Der bilateral-symmetrische Bau des Rückenmarkes spricht sich in einer an seiner Dorsal- und Ventralseite verlaufenden Längsfurche aus, und denkt man sich die Austrittsstellen der dorsalen (sensiblen) und der ventralen (motorischen) Nervenwurzeln je untereinander durch eine Längslinie verbunden, so lässt sich jede Rückenmarkshälfte in drei Stränge, nämlich in untere (ventrale), seitliche (laterale) und obere (dorsale) zerfällen. Die menschliche Anatomie gebraucht hiefür die Bezeichnungen Vorder-, Seiten- und Hinterstränge.

Was den feineren Bau betrifft, so lassen sich im Rückenmark stets zwei Substanzen, eine nur aus Fasern bestehende weisse und eine vorzugsweise aus multipolaren Ganglienzellen zusammengesetzte graue unterscheiden. Beide zeigen in ihren gegenseitigen Lagebeziehungen bei verschiedenen Thiergruppen, wie auch nach verschiedenen Regionen des Rückenmarkes, ein sehr wechselndes Verhalten, doch nimmt die weisse Substanz in der Regel eine mehr periphere, die graue dagegen eine mehr centrale Lage ein.

Die Häute des Rückenmarkes werden später behandelt werden.

2. Das Gehirn (Cerebrum).

An jener vorderen Partie des Neuralrohrs, welche schon sehr frühe eine grössere Dicke gewinnt, machen sich gleichzeitig drei Auftreibungen bemerklich, die man als **primitives Vorder-, Mittel- und Hinterhirnbläschen** bezeichnet (Fig. 135 *G, I, II, III*). Der Binnenraum dieser unter sich (morphologisch) gleichwertigen Bläschen entspricht, wie oben schon erwähnt, den späteren Ventrikeln und steht mit dem Centralcanal des Rückenmarkes in directer Verbindung.



Fig. 135. Embryonalanlage des centralen Nervensystems (Schema). *G* Gehirn mit seinen drei primitiven Bläschen (*I, II, III*) *R* Rückenmark.

Indem sich nun später das primitive Vorderhirn und Hinterhirn in je zwei Bläschen differenziren, kommt es zur Fünfzahl. Von vorne nach hinten gezählt, heissen nun die einzelnen Abschnitte **secundäres Vorderhirn** oder **Grosshirn, Zwischen-, Mittel-, secundäres Hinter-** und **Nachhirn**[1]) [Prosencephalon, Thalamencephalon, Mesencephalon, Metencephalon, Myelencephalon (Huxley)]. Das Mittelhirn wird auch als Vierhügelregion (ein der menschl. Anatomie entlehnter Ausdruck), das Hinterhirn als Kleinhirn und das Nachhirn als verlängertes Mark (Medulla oblongata) bezeichnet. Letzteres kommt sehr frühe zur Ausbildung.

Nerven den Canal sofort verlassen. Im Bereich der Lendenanschwellung weichen die später zu erwähnenden Hinterstränge weit auseinander, wodurch ein Sinus rhomboidalis sacralis erzeugt wird. Ein Filum terminale fehlt ganz oder ist doch nur in sehr beschränktem Masse vorhanden.

1) Es liegt auf der Hand, dass das secundäre Vorder- und Hinterhirnbläschen unter einen andern morphologischen Gesichtspunkt fällt, als die gleichnamigen primären Bläschen und das Mittelhirnbläschen. Es handelt sich also um keine homodynamen Verhältnisse.

Aus dem secundären Vorderhirn, welches bald in zwei Halbkugeln **(Hemisphären)** zerfällt, gehen die Riechlappen hervor, und diese stelle ich gleich in den Vordergrund, weil sich das secundäre Vorderhirn in phylogenetischer Beziehung sehr wahrscheinlich in engstem Anschluss an das Riechorgan gebildet hat.

Indem sich die basale Bläschenwand dieses Hirntheils zu einem mächtigen, ins Ventrikellumen einspringenden Stammganglion verdickt, kann man letzteres dem übrigen Theil des Bläschens, welcher als Mantelzone (Pallium) bezeichnet wird, gegenüberstellen (Fig. 136 *VH*, *Olf*, *Cs*).

Letztgenannter Hirntheil ist dazu berufen, in der Thierreihe die grösste Rolle zu spielen, denn von einer geringeren oder grösseren Entfaltung und histologischen Differenzirung seiner Rindenzone („Rindengrau"), beziehungsweise von dem Auftreten gewisser, damit in engster Verbindung stehender Leitungsbahnen, hängt die niedrigere oder höhere geistige Stufe des Individuums ab.

Dem entsprechend werden wir das secundäre Vorderhirn bei Säugern und vor Allem beim Menschen in höchster Ausbildung treffen, dabei ist aber zu bemerken, dass man — entgegen der gewöhnlichen

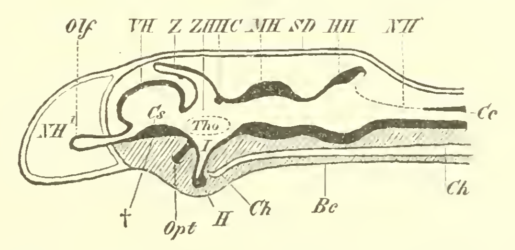


Fig. 136. Sagittalschnitt durch Schädel und Hirn eines (idealen) Wirbelthierembryos. Zum Theil nach HUXLEY. *Bc* Basis cranii, *Ch* Chorda dorsalis. *SD* Schädeldecke, *NH*¹ Nasenhöhle, *VH* secundäres Vorderhirn, basalwärts mit dem Corpus striatum (*Cs*), nach vorne mit dem ausgestülpten Lobus olfactorius (*Olf*), *ZH* Zwischenhirn (primäres Vorderhirn), welches sich dorsalwärts zur Zirbel (*Z*) und basalwärts zum Infundibulum (*I*) sammt Hypophyse (*H*) ausgezogen hat. Nach vorne hat sich der Sehnerv (*Opt*) und in der Seitenwand der Sehhügel (*Tho*) angelegt. *HC* hintere Commissur, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *Cc* Canalis centralis.

Annahme — nicht bei allen Vertebraten von jener grauen Rindenschicht sprechen kann. Letztere kommt also nicht nothwendig dem secundären Vorderhirn zu, sondern erst ganz allmählich und verhältnissmässig spät in der Thierreihe vereinigen sich die Nervenzellen im Mantel zu einer solchen Schicht. Eine ununterbrochene Entwicklungsreihe von den niedersten Formen bis zu den höchsten ist nicht vorhanden. Grosse Lücken bestehen zwischen den Fischen und den Amphibien, sowie zwischen diesen und den Reptilien. (EDINGER.)

Auch wenn die Hirnrinde mit den aus ihren Zellen auswachsenden Axencylinderfortsätzen einmal im Sinne der höheren Vertebraten gebildet ist, so überzieht sie noch nicht das ganze Gehirn, wie denn auch bei dem hochstehenden Gehirn der Primaten noch rindenlose Stellen (Septum pellucidum) vorkommen. Bei Cyclostomen, Teleostiern und den Ganoiden **besteht der Mantel aus einer einfachen Epithelschicht, ist also physiologisch latent**, bei allen übrigen Vertebraten wird er durch Nervengewebe dargestellt, doch bleibt auch hier sein

hinterstes, an das Vorderende des Zwischenhirns anstossendes Gebiet einfach epithelial und wird mit dem Plexus chorioideus durch die Gefässe der Pia mater in den Hohlraum des Vorderhirnes eingestülpt.

Zwischen den beiden Hemisphären des secundären Vorderhirns existiren gewisse Verbindungssysteme, die man als **Commissuren, Balken (Trabs s. Corpus callosum)** und als **Gewölbe (Fornix)** bezeichnet. Von den ersteren, welche wesentlich Basaltheile miteinander verbinden, unterscheidet man drei, nämlich eine vordere, mittlere und hintere. Von diesen gehört aber nur die C. anterior dem secundären Vorderhirn an, die beiden andern liegen im Bereich des Zwischen- und Mittelhirns.

Wenn auch vom Balken und Gewölbe schon bei niederen Vertebraten Andeutungen zu beobachten sind, so gelangen beide doch erst in der Reihe der Mammalia, und auch hier erst bei den höheren Formen, zu ihrer vollen Entwicklung.

Bei allen unterhalb der Säugethiere stehenden Vertebraten erscheint die Aussenfläche der Hemisphären mehr oder weniger glatt, erst bei den Mammalia treten Furchen (Fissurae, Sulci) und Windungen (Gyri) auf. Die Folge davon ist eine Faltung der gesammten Mantelzone und daraus resultirt eine Oberflächenvergrösserung des Rindengraus.

Ich wende mich nun zur Betrachtung des **Zwischenhirns**.

Aus diesem, welches nach vorne durch die sogenannte **Lamina terminalis** abgeschlossen wird, gehen folgende Gebilde hervor: durch Verdickung der Seitenwände die **Thalami optici** oder **Sehhügel**, durch eine basalwärts erfolgende, paarige Ausstülpung die **primären Augenblasen**, beziehungsweise die Netzhaut des Auges und die Sehnerven. Endlich entsteht aus dem schlauchförmig auswachsenden Dach die **Zirbeldrüse (Epiphysis cerebri s. Glandula pinealis)** und durch eine Aussackung des Bodens der **Trichter (Infundibulum)** sowie ein Theil des **Hirnanhanges (Hypophysis cerebri)**.

Um auf die Epi- und Hypophyse etwas näher einzugehen, so handelt es sich bei der ersteren ursprünglich um ein unpaares Sehorgan, welches durch die Anordnung seiner Retinal-Elemente, beziehungsweise durch die Lageverhältnisse des zutretenden Nerven zur Retina an dasjenige gewisser wirbelloser Thiere erinnert (**Parietal-** oder **Pinealauge**). Dasselbe ist mit Ausnahme gewisser Saurier — und z. gr. Th. auch schon bei letzteren — in Rückbildung begriffen, und wie sich in dieser Beziehung die verschiedenen Wirbelthier-Abtheilungen verhalten, ersieht man aus Fig. 137 [1]). Ursprünglich lag das Parietalauge bei allen Vertebraten auf der freien Schädeloberfläche im Niveau der äusseren Haut oder dicht darunter und stand durch das Foramen parietale, wie ein solches noch viele heutige Saurier (vergl. den Schädel) charakterisirt, mit seinem Mutterboden, dem Zwischenhirn, in Verbindung. Dieses Verhalten persistirt auch heute noch bei gewissen Sauriern (vergl. diese), während bei Selachiern, Ganoiden (alle?), bei ungeschwänzten Batrachiern schon in embryonaler Zeit eine Abschnürung des Organs durch die einwachsenden Schädeldecken erfolgt. Wieder in andern Fällen (viele Fische, alle Uro-

1) Auf der Figur habe ich auch das Sehorgan der Tunicaten abgebildet, ohne jedoch damit meine Uebereinstimmung mit B. Spencer, was die Phylogenese des Organs betrifft, bekunden zu wollen.

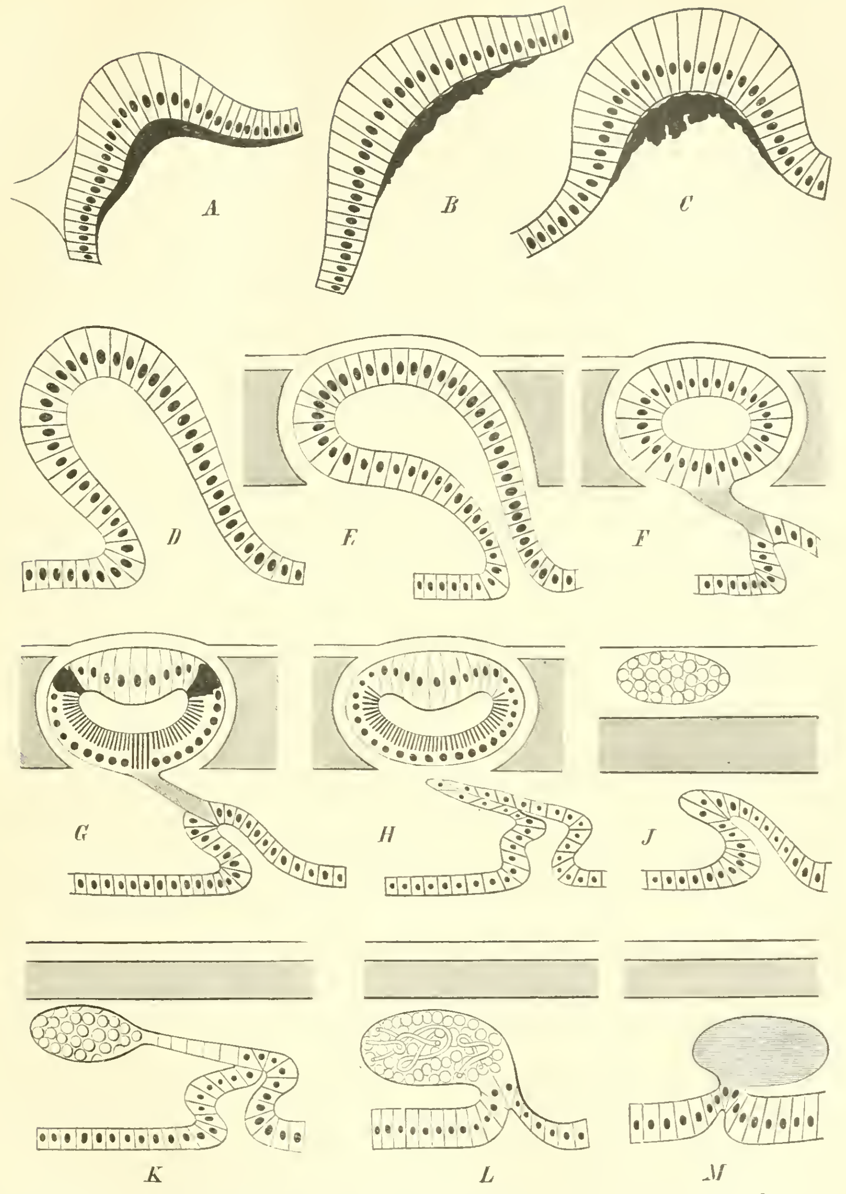


Fig. 137. Schematische Darstellung des Parietalauges in den verschiedenen Thierklassen. Nach W. B. SPENCER.

A Embr. Tunicaten. (Verhalten des Parietalauges bei Urchordaten?) *B* Larve von Bufo cinereus. *C* Späteres Entwicklungsstadium von Bufo cinereus. *D* Anlage des Parietalauges bei den Embryonen aller höheren Vertebraten. *E* Cyclodus und Selachier. *F* Frühes Stadium des P. A. bei Anuren, Lacertiliern und Vögeln. Bleibend bei Chamaeleo. *G* Lacertilier, Labyrinthodonten (Stegocephalen), Vorfahren der Sauropsiden. *H* Viele Lacertilier (Calotes, Seps, Leiodera etc.) *J* Erwachsene Anuren *K* Gewisse Lacertilier (Ceratophora). *L* Erwachsene Vögel. *M* Erwachsene Säuger.

Die schraffirten Theile bedeuten die Schädeldecken; die darüber liegende helle Schicht die Haut.

delen, viele Reptilien, alle Vögel und Säuger) handelt es sich auch in embryonaler Zeit um keine Betheiligung des Integumentes d. h. um keine Ueberschreitung des Schädelraumes mehr, und damit ist die letzte Etappe der Rückbildung erreicht.

Bezüglich der feineren Structurverhältnisse des Parietalauges verweise ich auf das Gehirn der Reptilien. Es würde schwer zu entscheiden sein, ob das paarige oder das unpaare Auge der Wirbelthiere phyletisch älter ist. Die Ontogenie spricht bei Reptilien für den ersteren Fall, insofern bei Lacerta die paarigen Augenblasen bereits ziemlich weit in ihrer Entwicklung vorgeschritten sind, während die Epiphysenausstülpung eben erst sichtbar wird.

Was nun die **Hypophyse** anbelangt, so besteht sie aus zwei Lappen, einem hinteren, nervösen und einem vorderen, drüsigen. Ersterer gehört, wie oben schon erwähnt, zum Zwischenhirn, und wenn man seine, ganz nach Art der Epiphysen- und Augenblasen-Ausstülpung erfolgende Anlage erwägt, so kann man sich des Gedankens nicht erwehren, dass es sich auch hier ursprünglich um ein Sinnesorgan gehandelt haben muss. Zu beweisen ist dies allerdings vorderhand nicht, aber die Aeusserung jenes Gedankens scheint mir nichtsdestoweniger erlaubt.

Der zweite vordere Abschnitt des Hirnanhanges entsteht durch eine allmähliche Abschnürung aus dem Epithel der primären Mundbucht und bildet sich später in ein drüsenartiges Organ um, das offenbar mit einer secretorischen Function (Abscheidung von Ventrikelflüssigkeit?) betraut ist[1].

Das bis jetzt betrachtete primäre und das secundäre Vorderhirn liegt in dem praechordalen Schädelabschnitt; bei seiner Phylogenese spielten wohl zwei Sinnesorgane, nämlich das Seh- und Riechorgan, die Hauptrolle.

Die weiter nach hinten liegenden Hirnbläschen fallen in den Bereich des chordalen Schädelabschnittes; sie zeigen ein um so spinalartigeres Verhalten, je weiter sie nach hinten liegen. Abgesehen vom **secundären Hinterhirn** oder **Kleinhirn**, welches sich bei höheren Typen in zwei Seitentheile (Hemisphären) und einen diese verbindenden mittleren unpaaren Abschnitt, den sogenannten Wurm, differenzirt, unterliegen jene keinem so starken Umbildungsprocess, als die zwei vordersten Hirnbläschen. Es sei deshalb nur noch darauf hingewiesen, dass aus dem **Mittelhirnbläschen** die oben schon genannte **Vierhügel-Region** mit den basalwärts daran sich schliessenden Grosshirnschenkeln (Crura cerebri) entsteht, und dass das Dach des **Nachhirns**, d. h. der **Medulla oblongata**, eine Rückbildung erleidet, während sich der Boden stark verdickt und weiter nach vorne im Bereich des secundären Hinterhirns die sogenannte **Brücke** bildet. Bemerkenswerth ist, dass im Bereich des Nachhirns die Ursprünge der meisten Hirnnerven liegen, ein Umstand, der für die hohe physiologische Bedeutung jenes Hirntheiles schwer genug in die Wagschale fällt.

Bei der weiteren Entwicklung des Gehirns spielen sich nun noch folgende wichtige Vorgänge ab.

Die Wände der Hirnbläschen verdicken sich mehr und mehr, so dass der zu den **Ventrikeln** sich umgestaltende Binnenraum eine immer grössere Beschränkung erfährt.

1 Stets kann man ein in der Längsaxe des Gehirns liegendes, un-

1) Je weiter man in der Wirbelthier-Reihe herabsteigt, um so grösser findet man die Hypophyse. Dies gilt z. B. in erster Linie für die Selachier, Ganoiden und Dipnoër.

paares, sowie ein paariges Ventrikelsystem unterscheiden. Letzteres (Fig. 138 *SV*) liegt in den Hemisphären des Vorderhirns, ist unter dem Namen der Seitenventrikel (Ventriculus *I* und *II*) bekannt und communicirt jederseits durch eine Oeffnung, das Foramen Monroi (*FM*), mit dem unpaaren Ventrikelsystem. Dieses paarige Höhlensystem ist nicht als directe Fortsetzung des ursprünglichen Medullar-Lumens aufzufassen, sondern als dorsale Abzweigung einer Höhle, die den vordersten Abschnitt des Canales darstellt. Letztere Höhle findet ihren Abschluss in der Gegend, welche basalwärts durch das Chiasma N. opticorum bestimmt wird. Das unpaare Ventrikelsystem [1]) besteht aus dem dritten, dem vierten und aus dem fünften Ventrikel sowie aus der sogenannten Wasserleitung (Aquaeductus Sylvii) [2]). Ueber die genaueren Details, wie namentlich über die Lagebeziehungen der einzelnen Ventrikel zu den verschiedenen Hirntheilen vergl. die Fig. 138. Im engsten Anschluss an die Entstehung des Balkens und des Gewölbes (Septum pellucidum) tritt zu den genannten Ventrikeln bei Säugern noch der soeben erwähnte fünfte hinzu. Er ist somit den übrigen nicht gleichwerthig, sondern fällt unter einen ganz anderen morphologischen Gesichtspunkt.

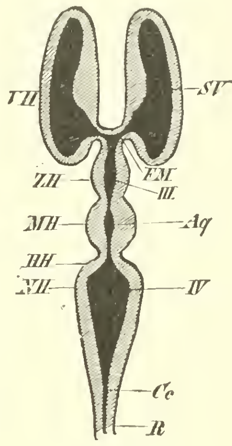


Fig. 138.

Fig. 138. Schema der Ventrikel des Wirbelthierhirnes. *VH* Secundäres Vorderhirn (Grosshirn-Hemisphären) mit den Seitenventrikeln (erster und zweiter Ventrikel) *SV*, *ZH* Zwischenhirn mit dem dritten Ventrikel (*III*), in seiner Vorwärtsverlängerung liegt bei Säugethieren das paarige Septum pellucidum, welches den fünften Ventrikel einschliesst. Dieser ist auf der Figur nicht eingezeichnet. Durch eine enge Oeffnung (Foramen Monroi) stehen die Seitenventrikel mit dem III. Ventrikel in Communication (*FM*). *MH* Mittelhirn, welches den Verbindungscanal (Aquaeductus Sylvii) zwischen dem III. und IV. Ventrikel einschliesst (*Aq*), *HH* Hinterhirn, (*NH*) Nachhirn mit dem IV. Ventrikel (*IV*), *Cc* Canalis centralis des Rückenmarks (*R*).

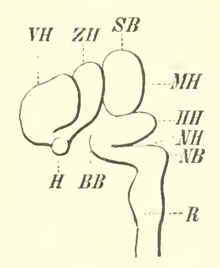


Fig. 139.

Fig. 139. Hirnbeuge eines Säugethiers. *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn mit der basalwärts liegenden Hypophyse *H*, *MH* Mittelhirn, welches bei *SB* den höchst liegenden Theil des gesammten Hirnrohres, die sog. „Scheitelbeuge", repräsentirt. *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, bei *NB* die „Nackenbeuge" bildend. An der vordern Circumferenz des Ueberganges von *HH* in *NH* entsteht die „Brückenbeuge". *R* Rückenmark.

Lagen nun anfangs alle fünf Hirnbläschen in einer Horizontalen, so tritt jetzt im Lauf der Entwicklung die sogen. **Hirnbeuge** auf, d. h. die Bläschen beschreiben mit ihrer Axe einen ventralwärts offenen Bogen, so dass das Mittelhirn in einer gewissen Periode die höchste Kuppe desselben darstellt (Fig. 139). Man nennt dies die Scheitelbeuge (*SB*) und stellt ihr zwei weitere, namentlich bei Säugern deutliche Beugestellen als Brücken- und Nackenbeuge gegenüber (*BB*, *NB*). Dabei spielt sowohl das Schädelwachsthum als auch die

1) Auch der dritte Ventrikel kann übrigens, durch Bildung seitlicher Aussackungen, einen paarigen Charakter erhalten.

2) Darunter versteht man einen Verbindungscanal zwischen dem dritten und vierten Ventrikel (Fig. 138, *Aq*).

rasch zunehmende Längenausdehnung des Gehirnes eine grosse Rolle. Es handelt sich theils um eine Art von Umkippen des Hirnrohres, theils wird dasselbe von hinten und vorne her zusammengeschoben und mannigfach gekrümmt.

Während nun diese Krümmungen bei Fischen und Amphibien später wieder so gut wie ganz ausgeglichen werden, persistiren sie mehr oder weniger stark bei höheren Typen, wie vor Allem bei den Säugern. Hier werden die ursprünglichen Verhältnisse namentlich auch dadurch noch complicirt, dass die Hemisphären des secundären Vorderhirnes, eine gewaltige Ausdehnung gewinnend, nach hinten wachsen und so sämmtliche übrigen Hirntheile allmählich überlagern. Dieser Zustand wird am vollkommensten beim Menschen erreicht. In Folge dessen wird aus der ursprünglichen Hintereinanderlagerung der einzelnen Hirnabschnitte eine derartige Uebereinanderlagerung, dass das Zwischen-Mittel-Hinter- und Nachhirn basalwärts von den Grosshirnhemisphären zu liegen kommt.

Hirn- und Rückenmarkshäute.

Aus der Differenzirung einer indifferenten, zwischen den Centralorganen des Nervensystems und den umgebenden Skelettheilen gelegenen Bindegewebsschicht gehen die Umhüllungsmembranen des Gehirnes hervor. Bei Fischen unterscheidet man nur zwei Häute, eine die Innenfläche der Schädelkapsel überziehende **Dura-** und eine das Gehirn bedeckende **Pia mater**. Letztere entspricht zugleich der **Arachnoidea** der höheren Wirbelthiere; diese ist also hier noch nicht als besondere Haut differenzirt. Beide führen Gefässe, und zwar dient die erstere als Matrix, d. h. als Perichondrium resp. als Periost der Schädelkapsel, letztere dagegen, welche ungleich gefässreicher ist, hat es mit der Ernährung des Gehirnes selbst zu thun. Die Dura mater[1]) besteht aus zwei Lamellen, die aber nur bei niederen Wirbelthieren im Bereich des ganzen Centralnervensystems getrennt bleiben. Bei höheren Vertebraten persistirt die Doppelnatur nur deutlich im Bereich der Wirbelsäule, im Schädel dagegen kommt es zur Verwachsung. Da nun das Gehirn der Fische die Schädelkapsel lange nicht ausfüllt, so liegt zwischen beiden ein grosser pericerebraler, beziehungsweise perimedullarer Lymphraum, und dieser entspricht dem sogen. Subduralraum der höheren Wirbelthiere.

Eine Differenzirung jener primären Gefässhaut des Gehirnes in Pia und Arachnoidea geht so vor sich, dass sie sich an jenen Stellen, wo tiefere Einschnitte zwischen einzelnen Hirntheilen vorkommen, in zwei Lamellen trennt, wovon nur die tiefere dem Gehirn fest anhaftet und in Form der Telae chorioideae und Plexus chorioidei auch in die Ventrikel eindringt, während sich die oberflächliche über den Einschnitt hinüberspannt (Fig. 140).

1) Bei den Säugethieren erzeugt sie Fortsätze gegen das Gehirn herein, die man als Sichel (Falx) und als Zelt (Tentorium) bezeichnet. Die Sichel, welche bei Vögeln erst in sehr schwachen Andeutungen auftritt, senkt sich in die grosse Sagittalspalte zwischen beiden Vorderhirnhälften hinein, das Zelt dagegen kommt zwischen das Hinterhirn und die Occipitallappen des Vorderhirns zu liegen und kann wohl auch verknöchern. Die Dura mater der Säugethiere umschliesst sogenannte **Blutleiter**, welche, das venöse Blut des Gehirnes aufnehmend, in der Vena jugularis interna confluiren.

So entsteht also zwischen beiden ein lymphoider Spaltraum, das sogen. Cavum subarachnoideale, welches jedoch niemals den Grad der selbständigen Differenzirung erreicht, wie der Subduralraum.

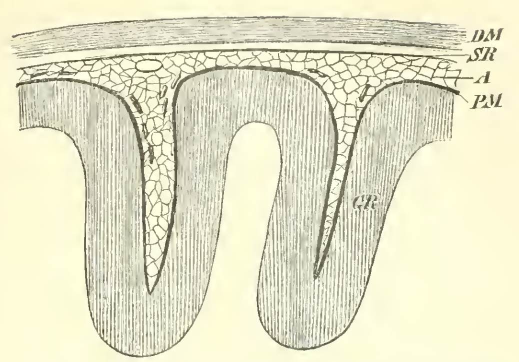


Fig. 140. Hirnhäute des Menschen (nach Schwalbe). *DM* Dura mater, *SR* Subduralraum, *A* Arachnoidea, *PM* Pia mater, *GR* Graue Rindensubstanz des Gehirns.

Indem ich mich jetzt zur Schilderung des Gehirns der einzelnen Thiergruppen wende, will ich bemerken, dass ich die Gehirnnerven als eigenes Capitel abhandeln und sie deshalb hier ganz aus dem Spiele lassen werde. Uebrigens sind dieselben auf den betreffenden Figuren so genau eingezeichnet, dass ihre Lagebeziehungen ohne Weiteres deutlich zu erkennen sind. Sie figuriren stets unter den von der menschlichen Anatomie entlehnten Bezeichnungen resp. Zahlen.

Fische.

Amphioxus.

In der conischen Auftreibung des vorderen Rückenmarkendes findet sich eine Erweiterung des Centralcanales und diese ist einem Ventrikel gleich zu erachten. Dorsalwärts öffnet sich der Ventrikelraum frei gegen das umgebende Medium und jene Oeffnung kann nichts Anderem als einem Neuroporus, d. h. dem Umbildungsproduct einer letzten Verbindung des Hirnes mit der Oberhaut, entsprechen (Hatschek). Ist dies wirklich der Fall, so steht auch der Annahme nichts im Wege, dass die kegelförmige Hirnblase des Amphioxus der Vorder- und vielleicht auch Mittelhirnblase der übrigen Vertebraten entspräche, während sich die weiter nach hinten liegenden Hirntheile, d. h. das Hinter- und Nachhirn noch nicht vom Rückenmark differenzirt haben. Ob es sich dabei auch noch um ein damit verschmolzenes Riechorgan handelt, lässt sich vorderhand nicht bestimmen (siehe später).

Cyclostomen.

Die **Cyclostomen** zeigen eine sehr niedere, in mancher Beziehung auf rein embryonalem Typus stehen bleibende Entwicklungsstufe des Gehirns (Fig. 141). Dies gilt in erster Linie für das Gehirn des **Ammocoetes**, welches sich durch eine schlanke, lang gestreckte Gestalt auszeichnet. Die einzelnen Hirnpartien liegen in fast rein horizontaler Richtung hinter einander und das Interessanteste ist das, dass der in der Einleitung als Manteltheil oder Pallium bezeichnete Abschnitt des secundären Vorderhirnes nur aus einer zusammenhängenden, einschichtigen Lage von Epithel-

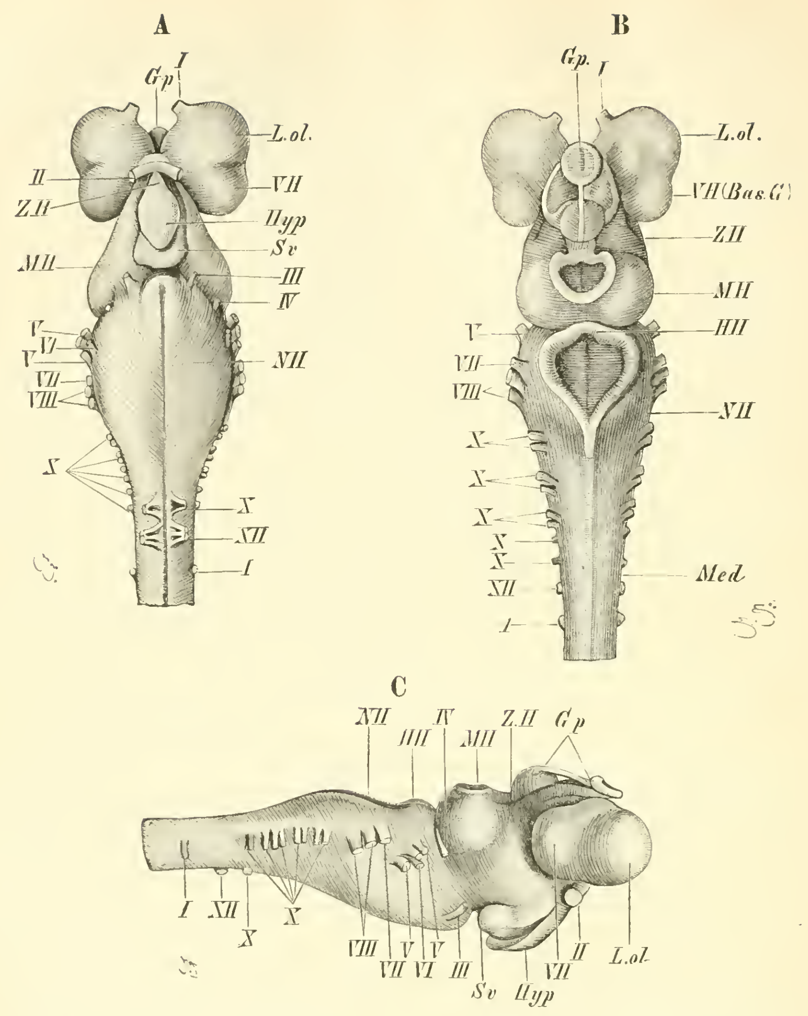


Fig. 141. Gehirn von Ammocoetes. *A* ventrale-, *B* dorsale-, *C* Profil-Ansicht. *VH* Vorderhirn resp. dessen Basalganglion (*Bas. G.*), *L. ol.* Lobus olfactorius, *ZH* Zwischenhirn, *Gp* Glandula pinealis, *Hyp* Hypophyse, *Sv* Saccus vasculosus, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *Med* Medulla, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv.

zellen besteht[1]). Diese wird an ihrer Dorsalfläche von der Pia mater überzogen. Auf der Figur 141 ist der Manteltheil entfernt, dagegen die verdickte basale Partie erhalten. Vorne schliessen sich an letztere die Riechlappen (*Lol*) an, in welche sich der Ventrikel fortsetzt.

Von auffallender Länge ist das Hinter- und Nachhirn, so dass das Gehirn des Ammocoetes einen spinalen Habitus besitzt. Im Gegensatz dazu erscheinen die einzelnen Hirntheile, zumal das Mittelhirn, von Petromyzon und der in ihrer Gehirnorganisation offenbar

1) Dasselbe gilt auch für den Hirnmantel von Petromyzon. Von Myxine und Bdellostoma ist hierüber nichts bekannt.

noch niederer stehenden Myxine mehr zusammengeschoben und in die Breite entwickelt. Bei keinem Cyclostomen durchbricht die Epiphysis die Schädeldecken.

An der Epiphyse von Ammocoetes und Petromyzon kann man eine proximale, stielartige und eine aus zwei übereinanderliegenden Blasen bestehende distale Partie unterscheiden. An der ventralen Circumferenz der dorsalen, voluminöseren Blase findet sich ein mehrschichtiger Epithelbelag mit radiärer Streifung und spärlichem Pigment — den letzten Spuren des Parietalauges. Von einer Linse ist nichts zu sehen. Von Interesse ist, dass sich das Organ fast immer bei erwachsenen Petromyzonten, seltener dagegen bei Ammocoetes, über und über von Pigment erfüllt zeigt und dass es mehr dorsalwärts rückt, als wollte es seine frühere physiologische Bedeutung zurückerobern (Beard).

Selachier.

Wie das Gehirn der Cyclostomen, so stellt auch dasjenige der Selachier einen besonderen, in sich abgeschlossenen Entwicklungstypus dar, allein es kommt hier zu einer viel reicheren Ausgestaltung der einzelnen Hirnregionen, als wir sie dort beobachtet haben. Nach der äusseren Form kann man zwei grosse Gruppen von Selachiergehirnen aufstellen. Die eine, welche durch die Spinaces, Scymni und Notidani dargestellt wird, zeichnet sich durch ein sehr schlankes, in die Länge gestrecktes, der übrige Theil der Selachier dagegen durch ein gedrungeneres, in seinen einzelnen Theilen mehr zusammengeschobenes Gehirn aus. Fast bei allen Haien prävalirt das Vorderhirn durch bedeutende Grösse über alle übrigen Hirnabschnitte. Sein paariger Charakter ist bald deutlich (Notidaniden), bald nur sehr undeutlich ausgesprochen (z. B. bei Scyllium). Allein auch im letztgenannten Fall sind im Innern Spuren des bilateralen Ventrikelsystems zu constatiren. Zu einer völligen Trennung des Mantels in zwei Hemisphären kommt es bei Selachiern nie.

Die Erklärung dafür liefert die Entwicklungsgeschichte, indem sie beweist, dass die Hauptmasse des Selachiergehirns durch das primäre ungetheilte Vorderhirn dargestellt wird. Die Rochen besitzen nur dieses (wobei Mantel und Stamm in eines verschmelzen), die Haie dagegen zeigen bereits, bei den verschiedenen Arten wechselnde, Anlagen eines secundären Vorderhirnes (Edinger).

Bemerkenswerth sind die mächtigen, in ihrer Länge und Form übrigens grossen Schwankungen unterliegenden Riechlappen, in welche sich die Ventrikel fortsetzen (vergl. die von J. Steiner darüber angestellten Experimente).

Das zwischen Vorder- und Mittelhirn wie eine schmale Commissur eingekeilte Zwischenhirn wächst an seinem Dach zu einer kamin- oder röhrenartigen Epiphyse aus, die eine solche Länge erreichen kann, dass sie das Vorderende des Gehirnes noch um eine grosse Strecke überragt. Mit seinem Vorderende dringt der Zirbelschlauch bis in die Schädeldecke hinein (vergl. Fig. 137).

Am Boden des Zwischenhirnes und in Höhlenverbindung mit ihm liegen zwei Paare von kleinen Lappen, die man als Lobi inferiores und als Saccus vasculosus oder Processus infundibuli bezeichnet. Sie stehen in genetischen Beziehungen zum Infundibulum und auch zur Hypophyse.

Das Hinterhirn stellt bei Selachiern immer einen sehr mächtigen Hirntheil dar, der in mehrere, hinter einander liegende Blätter oder Lappen zerfallen und das Nachhirn mehr oder weniger weit überlagern kann. Letzteres ist bei Haien ein langgestreckter, cylindrischer Körper, während es bei Rochen mehr zusammengezogen und dreieckig erscheint. Auf dem Bodengrau des IV. Ventrikels liegen beim Zitterrochen die eine Menge riesiger Ganglienzellen einschliessenden Lobi electrici. Ueber weitere Details vergl. die Fig. 142 **A**, **B**, **C**.

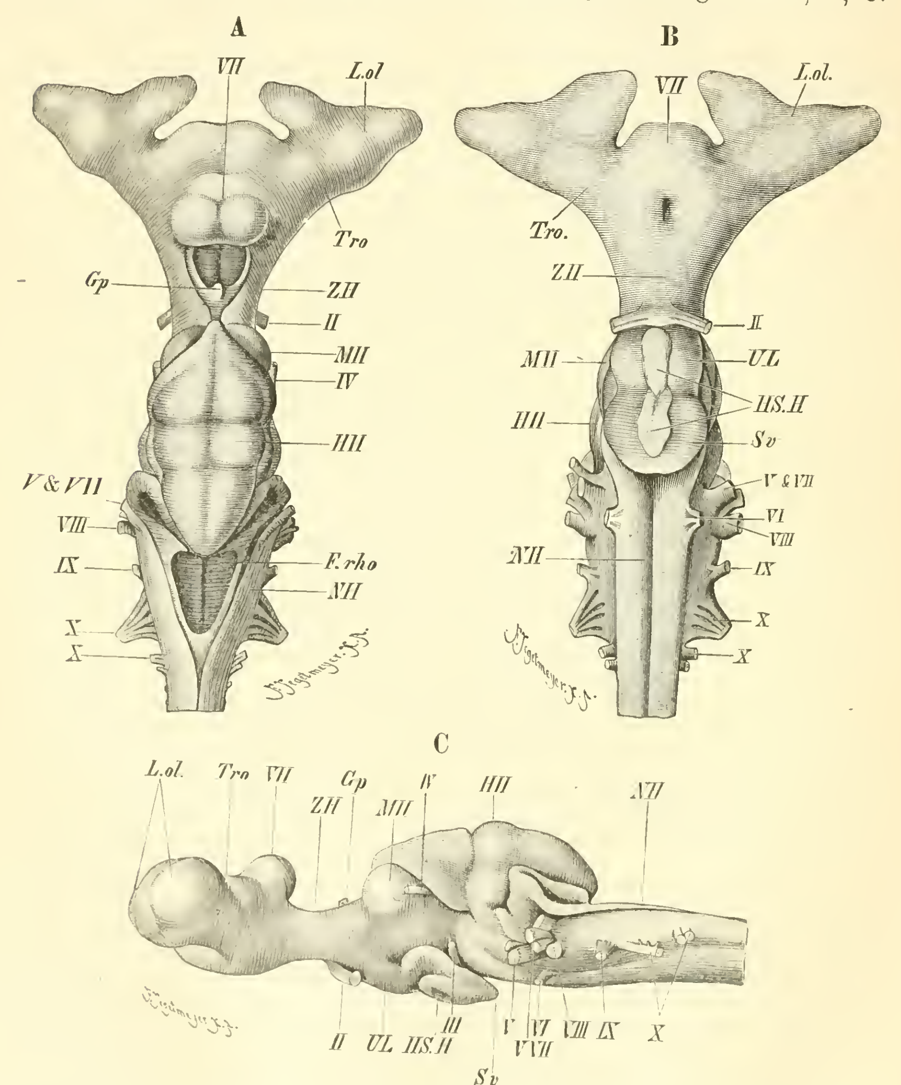


Fig. 142. Gehirn von Scyllium canicula. ***A*** dorsale-, ***B*** ventrale, ***C*** Profilansicht. *VH* Vorderhirn, *L.ol* Lobus olfactorius, *Tro* Tractus olfactorius, *ZH* Zwischenhirn, *Gp* Glandula pinealis, abgeschnitten, *UL* Unterlappen, *HS.H* Hypophyse, *Sv* Saccus vasculosus, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *F.rho* Fossa rhomboidalis, *I—X* erster bis zehnter Hirnnerv. Der Schlitz des Zwischenhirns und der Fossa rhomboidalis ist von Epithel resp. Plexus chorioidei bedeckt zu denken. Die ventralen Vagus-Wurzeln sind auf der Fig. ***B*** nicht eingezeichnet.

Ganoiden.

Hier ist das Gehirnrohr, ähnlich (wenn auch nicht mehr so stark) wie bei Selachiern (und Dipnoërn), am vorderen Abschnitt des Mittelhirns ventralwärts gekrümmt und geht basalwärts in die Wand des Infundibulum über.

Im Hirnmantel, welcher bei Selachiern fast in seiner ganzen Ausdehnung aus Nervenmasse besteht, sind bei Ganoiden regressive Veränderungen vor sich gegangen, so dass er hier, wie wir dies auch bei den Cyclostomen constatiren konnten, nur aus epithelialen Gebilden und membranösen Hüllmassen besteht[1]). Durch die Anwesenheit einer Falx ist der paarige Charakter der epithelialen Ventrikelsäcke deutlich ausgesprochen.

Das Zwischenhirn, welches in die Tiefe versenkt erscheint, entwickelt einen kräftigen Zirbelschlauch[2]), dessen distales Ende in eine grubige Vertiefung der Schädeldecke eingelassen ist[3]). Die Hypophyse[4]), Lobi inferiores und Saccus vasculosus sind sehr voluminös.

Das Mittelhirn ist an seinem Gewölbe bei Acipenser nicht so deutlich, wie bei Knochenfischen, in zwei Lappen getheilt; seine Basis liegt in der directen Axenverlängerung der Medulla oblongata.

Was endlich das Hinterhirn betrifft, so springt es ganz wie bei Teleostiern unter der Form einer Valvula cerebelli weit in den Ventrikel des Mittelhirns herein. Seitlich ragt es höckerartig vor.

Das Gehirn von Amia leitet zu demjenigen der Teleostier hinüber.

Teleostier.

Auch hier handelt es sich wieder um ein epitheliales Pallium, welches aber keine mediale Einstülpung erfährt. Gleichwohl kann man von Seitenventrikeln reden, die allerdings ihrer geringen Ausdehnung wegen bei der Untersuchnng leicht übersehen werden. Basalwärts liegen, wie bei Ganoiden, mächtige Nervenmassen, welche wahr-

---

1) Bei Amia, wo nur die mediale Wand des Palliums aus Epithelgewebe besteht, ist der Reductionsprocess noch nicht so weit fortgeschritten.

2) Ein ganz eigenthümliches regressives Verhalten zeigt die Zirbeldrüse von Polypterus. Sie besteht aus einem enormen epithelialen, median gelagerten Sack, der in seiner Ausdehnung einer der beiden epithelialen Hemisphären-Blasen nahezu gleich kommt. Wie letztere so ist auch er von dichtem lymphoidem Gewebe bedeckt und entspricht morphologisch der gewaltig ausgedehnten Decke des Zwischenhirnes. Die so gestaltete Zirbelblase erstreckt sich über einen grossen Theil der Dorsalfläche des Gehirnes hinweg, d. h. sie reicht vom secundären Vorderhirn bis zum Beginn des Nachhirns (Waldschmid).

3) Ob die Epiphyse bei ganz jungen Sturionen, wie von einer Seite behauptet wird, die Schädeldecken wirklich durchbricht, müssen neue Untersuchungen bestätigen.

4) Bei Polypterus zeigt die Hypophyse einen deutlich drüsigen Bau. Es handelt sich um zahlreiche, dicht verfilzte, epitheliale Schläuche, welche sich an verschiedenen Stellen ins Infundibulum hinein öffnen und welche offenbar mit der Abscheidung der Ventrikelflüssigkeit betraut sind. Von grossem Interesse ist ferner der Umstand, dass bei Polypterus auch noch in postembryonaler Zeit ein oralwärts gerichteter Hypophysengang persistirt. Derselbe liegt zusammt der in reichliches lymphoides Gewebe eingebetteten Hauptmasse der Hypophyse in einem besonderen, von dem eigentlichen Cavum cranii abgekammerten Knochencanal, welcher durch die medianwärts einspringenden (trabeculären) Schädelwände gebildet wird (Waldschmid).

scheinlich dem Putamen und dem Nucleus caudatus der höheren Wirbelthiere entsprechen. Aus jenen basalen Vorderhirntheilen, die durch eine Commissur (Commissura interlobularis s. anterior)[1]) untereinander verbunden werden, entspringen markhaltige Faserzüge (Pedunculi cerebri), welche durch das Zwischenhirn und Mittelhirn spinalwärts ziehen.

Wie bei andern Fischordnungen, so ist auch bei Teleostiern das gesammte Hirn durch eine Schicht fett- und lymphartiger Flüssigkeit von der Schädelwand getrennt, so dass es also das Cavum cranii lange nicht ausfüllt.

Zeigt nun das Gehirn der Selachier schon einen vielgestaltigen Charakter, so ist der unter den verschiedenen Teleostiergruppen

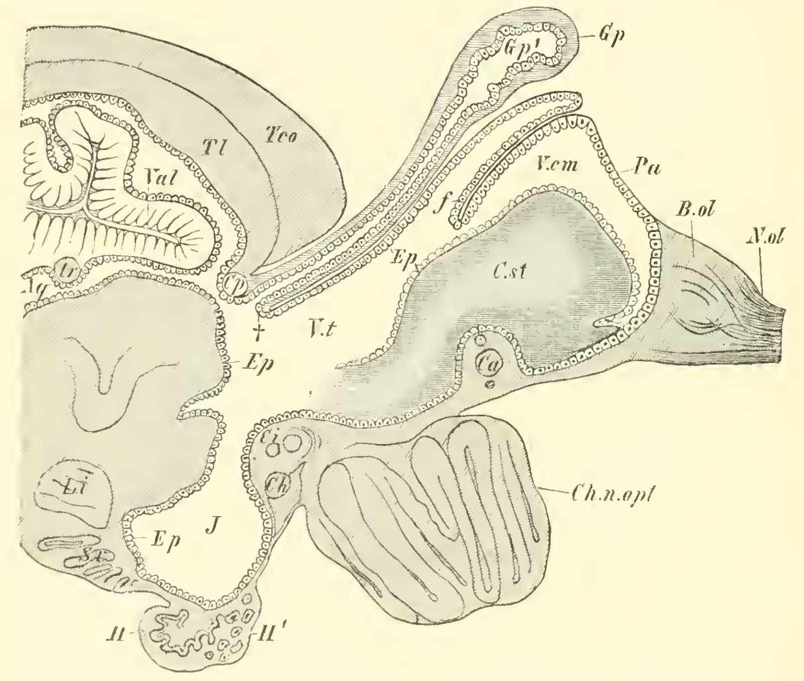


Fig. 143. Sagittalschnitt durch die vordere Hälfte des Teleostier-Gehirns mit Zugrundelegung einer Abbildung von Rabl-Rückhard, das Gehirn der Bachforelle darstellend.

Tco Tectum loborum opticorum, *Tl* Torus longitudinalis, *Cp* Commissura posterior, *Gp* Glandula pinealis mit einer Höhle *Gp*¹ im Innern. Bei † geht die vordere Wand des Zirbelschlauchs, welcher so gut wie die ganze Innenfläche der Hirnventrikel von dem Ependym (*Ep*, *Ep*) ausgekleidet wird, in die epitheliale Decke des secundären Vorderhirns *Pa* (Pallium) über. Letztere erzeugt bei *f* eine Falte. *V.cm* Ventriculus communis des secundären Vorderhirns, *V.t* Ventriculus tertius, *B.ol*, *N.ol* Bulbus und Nervus olfactorius, *Ca* Commissura anterior, *C.st* Corpus striatum, welches man sich seitlich von der Medianebene, in welcher sonst das ganze übrige Gehirn dargestellt ist, liegend zu denken hat, *Ch.n.opt* Chiasma nerv. opticorum, *Ci* Commissura inferior (Gudden), *Ch* Commissura horizontalis (Fritsch), *J* Infundibulum, *H.H*¹ Hypophyse, *Sv* Saccus vasculosus, *Li* Lobi inferiores, *Aq* Aquaeductus Sylvii, *tr* N. trochlearis, *Val* Valvula cerebelli

1) In dieser Commissura anterior liegen Faserbündel, welche nicht nur die Lobi olfactorii, sondern auch die Hemisphären mit einander verbinden.

So ist also hier schon ein Corpus callosum und eine Commissura anterior im Sinne der höheren Vertebraten angebahnt (Osborn).

uns entgegentretende Formenreichthum des Gehirns noch ungleich grösser, ja weitaus am grössten unter allen Wirbelthieren. Es liegt somit auf der Hand, dass hier nicht alle Einzelheiten aufgezählt werden können,

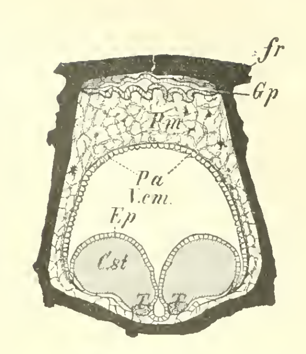


Fig. 144. Querschnitt durch das Teleostier-Gehirn. *fr* Os frontale, unter welchem der Zirbelschlauch *Gp* im Querschnitt sichtbar ist, *Pm* darunter die Pia mater, *Pa* das aus einer einfachen Epithellage gebildete Pallium, d. h. die Decke des secundären Vorderhirns oder der Hemisphären, *V.cm* Ventriculus communis, *Ep* Ependym, *TT* Tractus olfactorii basalwärts von den Corpora striata (*C.st*).

Fig. 145. Gehirn von Salmo fario. ***A*** dorsale-, ***B*** ventrale-, ***C*** Profilansicht. *VH* Vorderhirn, *Pall* Mantel —, *BG* und *Bas.G* Basalganglion desselben, *L.ol* Lobus olfactorius, *G.p* Glandula pinealis, *Inf* Infundibulum, *Hyp* Hypophyse, *Sv* Saccus vasculosus, *UL* Unterlappen, *Tr. opt* Tractus opticus, *Ch* Chiasma, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *Med* Medulla, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv. Der zwölfte wird durch den ersten Spinalnerven (1) dargestellt, 2 zweiter Spinalnerv.

sondern summarisch verfahren werden muss. Vor Allem wird es darauf ankommen, die Hauptdifferenzen dem Selachiergehirn gegenüber hervorzuheben, und diese bestehen in erster Linie darin, dass das Teleostiergehirn durchweg kleinere Dimensionen besitzt.

Das Zwischenhirn erscheint auch hier (vergl. die Ganoiden) zwischen Vorder- und Mittelhirn in die Tiefe gerückt und letzteres ist durchweg stattlich entwickelt (Fig. 145).

Die Einschiebung des mächtig sich entfaltenden Hinterhirns in die Höhle des Mittelhirns (Valvula cerebelli) ist bei Teleostiern zur Regel geworden, doch herrschen die mannigfachsten Variationen.

Lobi olfactorii sind allgemein vorhanden, die Zirbel aber erscheint im Allgemeinen mehr rückgebildet, als bei Ganoiden und Selachiern. Lobi inferiores, Hypophyse und der drüsige Saccus vasculosus spielen eine grosse Rolle, unterliegen aber ebenfalls starken Form- und Grössenschwankungen.

Das Teleostier-Gehirn macht in seinem gesammten Aufbau den Eindruck einer in sich abgeschlossenen Bildung; es erscheint als letzter Ausläufer einer langen Reihe von Entwicklungsformen, deren Ausgangspunkt bis jetzt nicht genau zu bestimmen ist. Weder an das **Cyclostomen**- noch an das **Selachierhirn** direct sich anschliessend, hat es — das lässt sich mit Sicherheit behaupten — ganoidenartige Zwischenstufen durchlaufen. Dass aber beim **Ganoidenhirn** selbst schon reducirte Verhältnisse vorliegen, wurde früher schon erörtert.

Dipnoi.

Hier lassen sich in mancher Hinsicht Anknüpfungspunkte an das Amphibienhirn constatiren. Dahin gehört z. B. die Existenz eines wohl differenzirten, nervösen Hirnmantels und die stattliche Entwicklung des Vorderhirns im Allgemeinen. Auch das Hinterhirn entfernt sich in seiner äusseren Erscheinung weit von demjenigen der Fische; es imponirt äusserlich nicht mehr als ein so gewaltiger Hirnabschnitt, wie dies z. B. bei Selachiern und Teleostiern der Fall ist, andererseits aber weist das Vorhandensein einer Valvula cerebelli noch auf niedrigere Typen zurück.

Bei Ceratodus sind beide Grosshirnhemisphären dorsalwärts mit einander verwachsen; bei Protopterus dagegen schneidet die Mantelspalte gänzlich durch, so dass erst weit hinten, von der Commissura anterior an, eine Verbindung zwischen Rechts und Links besteht. Riechlappen treten nur bei Ceratodus äusserlich zu Tage, und dasselbe gilt für das Chiasma nervorum opticorum. Gleichwohl existiren beide auch bei Protopterus, nur sind sie hier ins Innere der betreffenden Hirnabschnitte verlegt.

Die Glandula pinealis ist auf einen epithelialen Sack reducirt, welcher dem Zwischenhirn aufsitzt und die Schädeldecke nicht erreicht. Infundibulum und Hypophyse sind mächtig entwickelt

und letztere erstreckt sich bis in den Bereich des Nachhirns nach rückwärts.

Wie früher schon erwähnt, erscheint das Zwischen- und Vorderhirn von den weiter nach hinten liegenden Hirntheilen stark ventralwärts abgeknickt.

Amphibien.

Das Vorderhirn unterscheidet sich von dem der Dipnoër durch eine noch höhere Ausbildung des Mantels, an dem man übrigens, ganz wie bei Dipnoërn, eine äussere faserige und eine innere zellreiche

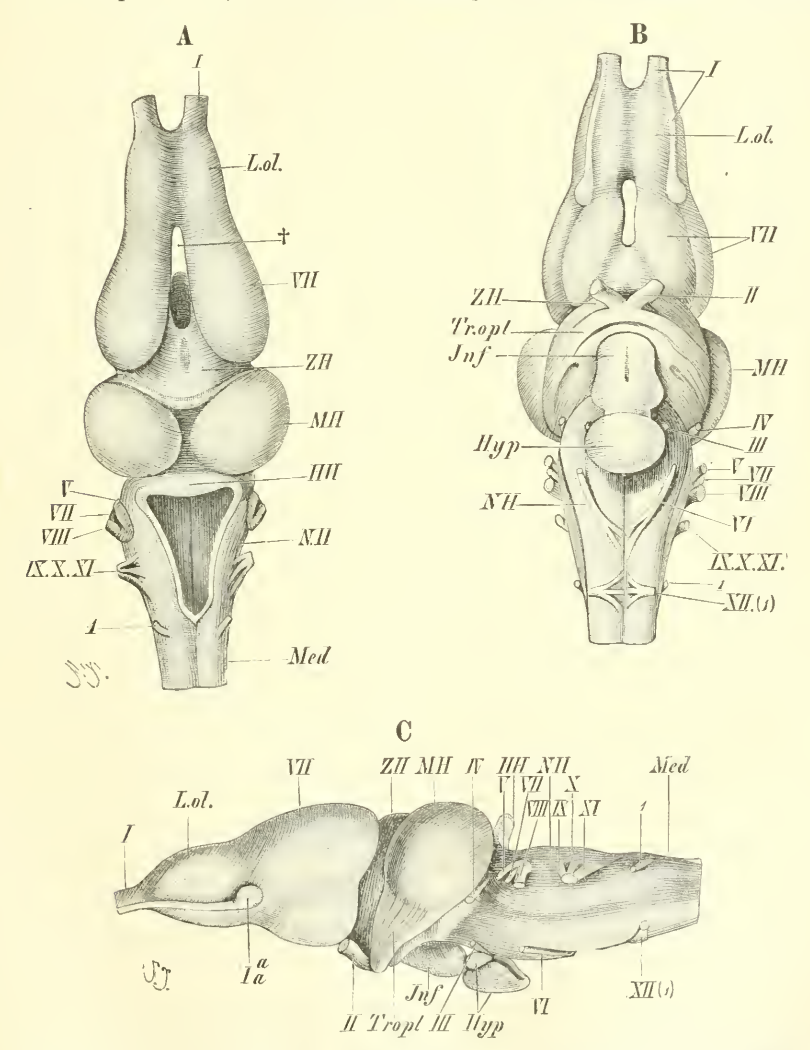


Fig. 146. Gehirn von Rana esculenta. *A* dorsale-, *B* ventrale-, *C* Profilansicht. *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *Med* Medulla spinalis, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv, 1,1 erster Spinalnerv resp. Hypoglossus (*XII* (1)), *L.ol* Lobus olfactorius, † klaffende Lücke zwischen beiden Hemisphären, *Tropt* Tractus opticus, *Inf* Infundibulum, *Hyp* Hypophyse.

Schicht unterscheiden kann. Das Basalganglion tritt hier aber noch mehr zurück, indem es nur eine mehr oder weniger stark einragende Verdickung der Hemisphärenwand in das Ventrikellumen darstellt. Das Amphibien-Gehirn vermittelt — ich betone dies ausdrücklich — nicht etwa den Uebergang zu demjenigen der Reptilien, sondern ist eine ganz abseits von diesen liegende Bildung. Ist das Vorderhirn schon anders gebaut als das niedriger stehender Vertebraten, so überrascht vollends die durchsichtige Einfachheit des Zwischen- und Mittelhirns denjenigen, der vorher die complicirten Verhältnisse kennen gelernt hat, welche bei den Fischen an dieser Stelle bestehen.

Das Amphibiengehirn ist das einfachste Gehirn, welches in der Vertebraten-Reihe vorkommt (Edinger).

Das Urodelen-Gehirn steht noch etwas tiefer als das der Anuren. Die einzelnen Abschnitte sind hier noch schlanker und mehr auseinandergerückt, und in Folge davon liegt das Zwischenhirn freier zu Tage.

Die Hemisphären des Urodelengehirns sind fast walzenförmig, kleiner und durch die Mantelspalte bis nach hinten zur Commissura anterior[1]) von einander getrennt, während sie bei Anuren in ihrem vorderen Abschnitt, dicht hinter dem Lobus olfactorius, medianwärts mit einander auf eine kurze Strecke verwachsen sind. Ein Lobus olfactorius ist stets deutlich ausgeprägt. Das paarige Mittelhirn sowie das Zwischenhirn sind wie bei Dipnoërn eingeschnürt und bilden so nur eine schlanke brückenartige Commissur zwischen dem Nachhirn und Hinterhirn einer-, sowie dem Vorderhirn andrerseits. Im Gegensatz dazu springt das aus zwei mächtigen ovalen Körpern bestehende Mittelhirn der Anuren weit lateralwärts aus und stellt so den breitesten Hirnabschnitt dar. Das Hinterhirn erscheint bei Anuren und Urodelen nur unter der Form einer zarten Querlamelle mit mässiger Auftreibung der mittleren Partie; dahinter klafft [nach Entfernung des Plexus chorioideus und Epithelbelages] die Rautengrube.

Um noch auf das Zwischenhirn etwas näher einzugehen, so ist zu bemerken, dass das Infundibulum und die Hypophyse stets deutlich entwickelt sind. Am Dach liegt ein Plexus chorioideus und die stark reducirte Zirbeldrüse. Bei Urodelen stets auf das Cavum cranii beschränkt, erstreckt sich die Zirbeldrüse lang auswachsend, bei Anurenlarven mit ihrem Endstück bis ins Niveau der Haut. Später aber wird sie durch die knöchernen Schädeldecken abgeschnürt und degenerirt bindegewebig, bevor es zur Anlage eines Parietalauges gekommen ist[2]).

Wenn man in Betracht zieht, dass bei paläozoischen Stegocephalen, sowie auch bei ächten fossilen Sauriern, ein wohlausgebildetes Parietal-Loch vorhanden ist, welches bei Anthracosau-

1) Die dorsale grössere Fasermasse in dieser Commissur entspricht einem Corpus callosum, die ventrale dagegen ist als eine eigentliche Commissura anterior im Sinne der Säugethiere zu betrachten. Während jene wesentlich dorsale und mediale Abschnitte der Hemisphären verbindet, handelt es sich bei dieser um Beziehungen zum ventro-lateralen Bezirk der Hemisphären, ferner zum Riechlappen und zur Temporalgegend. Bei Reptilien verhält es sich ganz ähnlich, doch lässt sich hier ein besonderes Bündel schon als Fornix unterscheiden. Dasselbe gilt auch für die Vögel, nur ist hier die Balkenfaserung, entsprechend der stark reducirten medialen Palliumpartie, ungleich schwächer, als bei Amphibien und Reptilien (vergl. auch das Teleostiergehirn) (Osborn).

2) Bei der gemeinen Kröte (Bufo cinereus) tritt in diesem Organ noch Pigment auf.

rus raniceps von beschuppter Haut nicht überzogen war, sondern ebenso wie die Orbitae, offen lag, so liegt der Gedanke nahe, dass es sich bei diesen Vorfahren der heutigen Amphibien noch um ein wohlausgebildetes Parietalauge gehandelt haben muss.

Das Gehirn der **Gymnophionen** zeigt mächtigere, mit gewaltigem Lobus olfactorius versehene Hemisphären, als alle übrigen Amphibien. Im Innern liegt ein sehr grosses, von einem Plexus chorioideus überlagertes Basalganglion. Die weiter nach hinten folgenden Hirnpartien werden zum grossen Theil von den Hemisphären überlagert und erscheinen wie zusammengedrängt. Trichter und Hypophyse ragen weit rückwärts und letztere erstreckt sich bis an die Ventralseite des Nachhirns. Die Glandula pinealis ist stärker rückgebildet, als bei irgend einem andern Amphibium (Waldschmid).

Reptilien.

Hier treffen wir, wie Edinger nachgewiesen hat, zum erstenmal im dorsalen Bezirk der Hemisphären eine unzweifelhafte, dreischichtige, durch Pyramidenzellen charakterisirte **Hirnrinde**, an welche nun bei allen folgenden höheren Formen bis zum Menschen hinauf die psychischen Functionen geknüpft erscheinen. Wo letztere bei den Anamnia zu suchen sind, bleibt weiteren experimentellen Versuchen vorbehalten, doch wird es sich dabei im Wesentlichen um das Mittel- und Hinterhirn handeln (vergl. die Experimente von J. Steiner).

Bei allen Reptilien zeigen sich die Hemisphären gut entwickelt, wie denn überhaupt die ganze Gehirnorganisation auf eine höhere Stufe hinweist. Dies gilt ganz besonders auch bezüglich der Fasersysteme, auf die ich z. Th. früher schon (vergl. die Anmerkung auf pag. 158) aufmerksam gemacht habe. Ich habe dabei namentlich die Fornixbildung im Auge und will hier noch beifügen, dass zugleich mit ihr bei Reptilien zum erstenmal auch die Ammonsformation mit dem zugehörigen Plexus chorioideus in die Erscheinung tritt. Ein zweites wichtiges Fasersystem verknüpft dorsale Rindenpartien mit caudal gelegenen Theilen; es zieht an der medialen Hemisphärenwand dahin, liegt später dorsal von den Pedunculi cerebri und gelangt wahrscheinlich zum Thalamus. Bei Vögeln, wo es mächtig entwickelt ist, ist dasselbe längst bekannt und heisst hier Bündel der sagittalen Scheidewand (Edinger). Zur besseren Erläuterung lasse ich hier zwei Abbildungen folgen, welche das Frosch- und Hatteriagehirn im Sagittalschnitt zeigen (Fig. 147). Dieselben ermöglichen auch einen Einblick in das Ventrikelsystem.

Auch darin spricht sich der höhere Entwicklungstypus des Reptiliengehirnes aus, dass sich die einzelnen Partien mehr übereinander thürmen. Letzteres tritt am meisten hervor bei Agamen und Ascalaboten, weniger stark bei Schlangen, Schildkröten und Crocodiliern. Wer mit der Anatomie des Schädels vertraut ist, wird sich alles dies gut erklären können, und ich verweise deshalb auf jenen Passus der Einleitung zum Kopfskelet, wo ich von einer interorbitalen Einschnürung des Schädelrohres gehandelt habe.

Wie überall, so liegt auch hier im ventralen Bezirk der Vorderhirnaussenwand das Stammganglion, doch variirt dasselbe stark

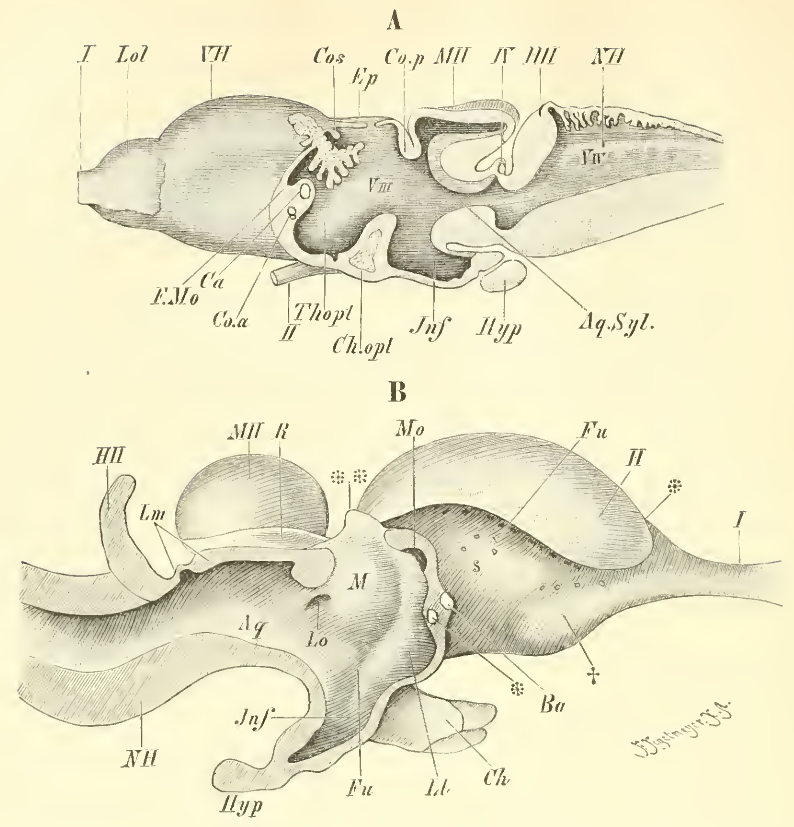


Fig. 147. ***A*** Sagittalschnitt durch das Gehirn von Rana. ***B*** Derselbe Schnitt durch das Gehirn von Hatteria punctata. (***A*** nach H. F. Osborn.) Ansicht der Ventrikelhöhlen.

VH, *MH*, *HH*, *NH* Vorder-, Mittel-, Hinter- und Nachhirn, *H* Hemisphäre des Vorderhirnes von Hatteria, welche medianwärts eine von zahlreichen Gefässlöchern (*s*) durchbohrte Furche (*Fu*) besitzt; dieselbe grenzt bei * das Vorderhirn gegen den Tractus olfactorius ab, † Hauptwurzel desselben, *Lol* Lobus olfactorius, *I*, *II*, *IV* Ursprünge des N. olfactorius, opticus und trochlearis, *Ep*,** abgeschnittene Epiphyse, *Ch.opt* und *Ch* Chiasma nervorum opticum, *Lt* Lamina terminalis, *Co. a* Commissura anterior; dieselbe ist bei Hatteria durch ein * dargestellt, *Ba*, *Ca* Balken (Corpus callosum), darüber ist das Foramen Monroi [*F. Mo* und *Mo*], dorsalwärts davon liegt im Froschgehirn der lappige (weiss gehaltene) Plexus chorioideus, *Cos* Commissura superior, *Co. p* Commissura posterior, V^{III}, V^{IV} dritter und vierter Ventrikel, *Th. opt*, *M* Thalamus opticus. An der lateralen Wand des III. Ventrikels von Hatteria liegt eine Oeffnung (*Lo*) und eine Furche (*Fu*), *Aq* und *Aq.Syl.* Aquaeductus Sylvii, *Inf* Infundibulum, *Hyp* Hypophyse.

nach Form und Ausdehnung und zeigt weitere Differenzirungen angebahnt. Bei Hatteria, die ja bekanntlich auch in ihrem Skelet manche Anklänge an die Amphibien besitzt, erinnert es übrigens noch an die Verhältnisse der Urodelen. Die Grosshirnschenkel, auf die ich schon beim Fischgehirn hingewiesen habe, sind als strahlende Faserzüge deutlich zu erkennen. Ihre Elemente sind markhaltig.

Ein Lobus olfactorius kann deutlich ausgeprägt sein oder äusserlich ganz fehlen; in der Regel findet sich ein auf den lang ausgezogenen Tractus olfactorii sitzender Bulbus olfactorius, aus welchem die Riechfäden entspringen (vergl. Fig. 148, 149).

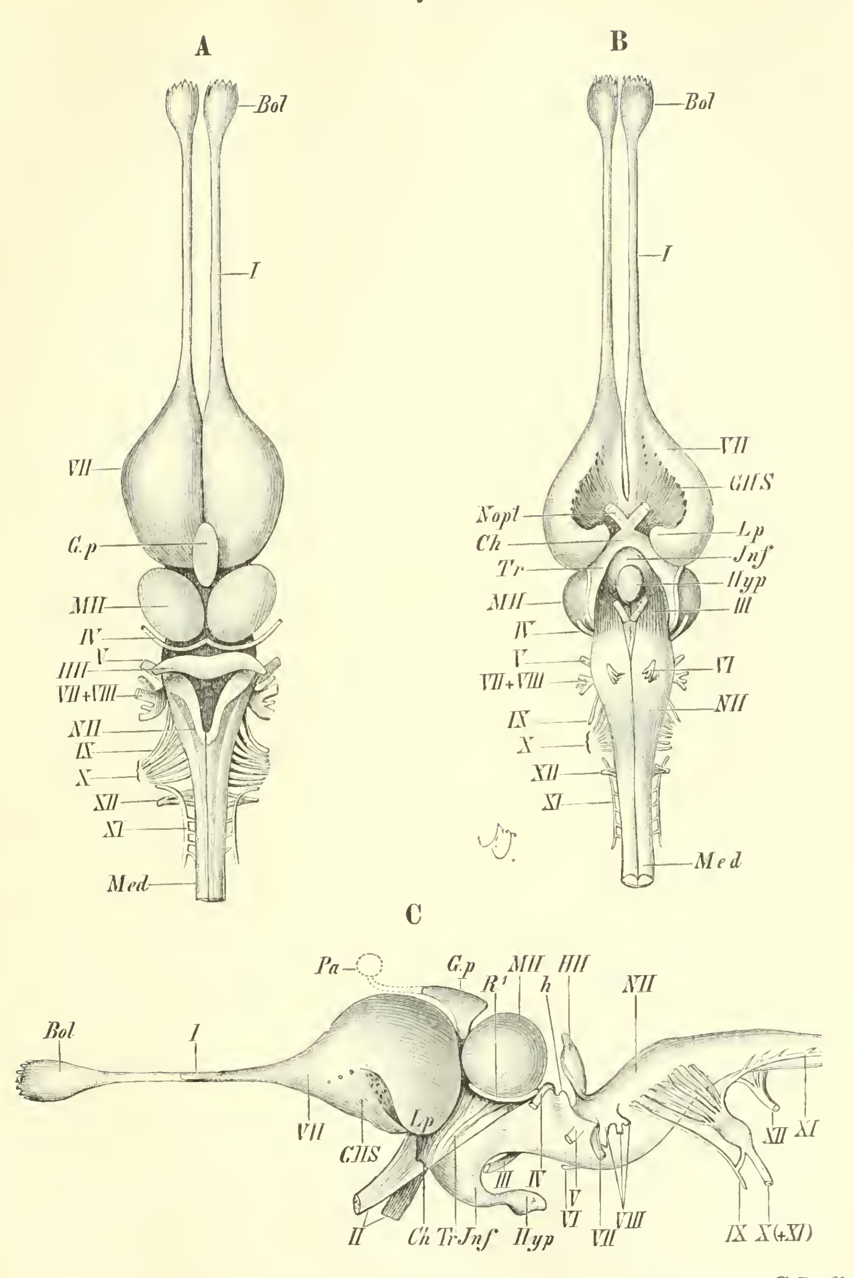


Fig. 148. Gehirn von Hatteria punctata. ***A*** dorsale-, ***B*** ventrale-, ***C*** Profilansicht. *VH* Vorder-, *MH* Mittel-, *HH* Hinter-, *NH* Nachhirn, *Med* Medulla, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv, *Bol* Bulbus olfactorius, *GHS* Grosshirnschenkel (Pedunculi cerebri), *Lp* lappenartiger Vorsprung des Grosshirns (Lobi occipitales?), *N opt* N. opticus, *Ch* Chiasma desselben, *Tr* Tractus N. optici, *Inf* Infundibulum, *Hyp* Hypophyse, *G.p* Glandula pinealis bei *Pa* (in der Profilansicht) mit dem Parietalauge endigend; auf der dorsalen Ansicht ist die Lage der Glandula pinealis nur schematisch durch Schraffirung angedeutet, R^1 ringartige Leiste an der Basis des Mittelhirns, *h* kleiner Höcker vor dem Hinterhirn.

Das Zwischenhirn ist stets in die Tiefe gesenkt uud von der Dorsalseite kaum oder gar nicht sichtbar. Dagegen entwickelt es ein

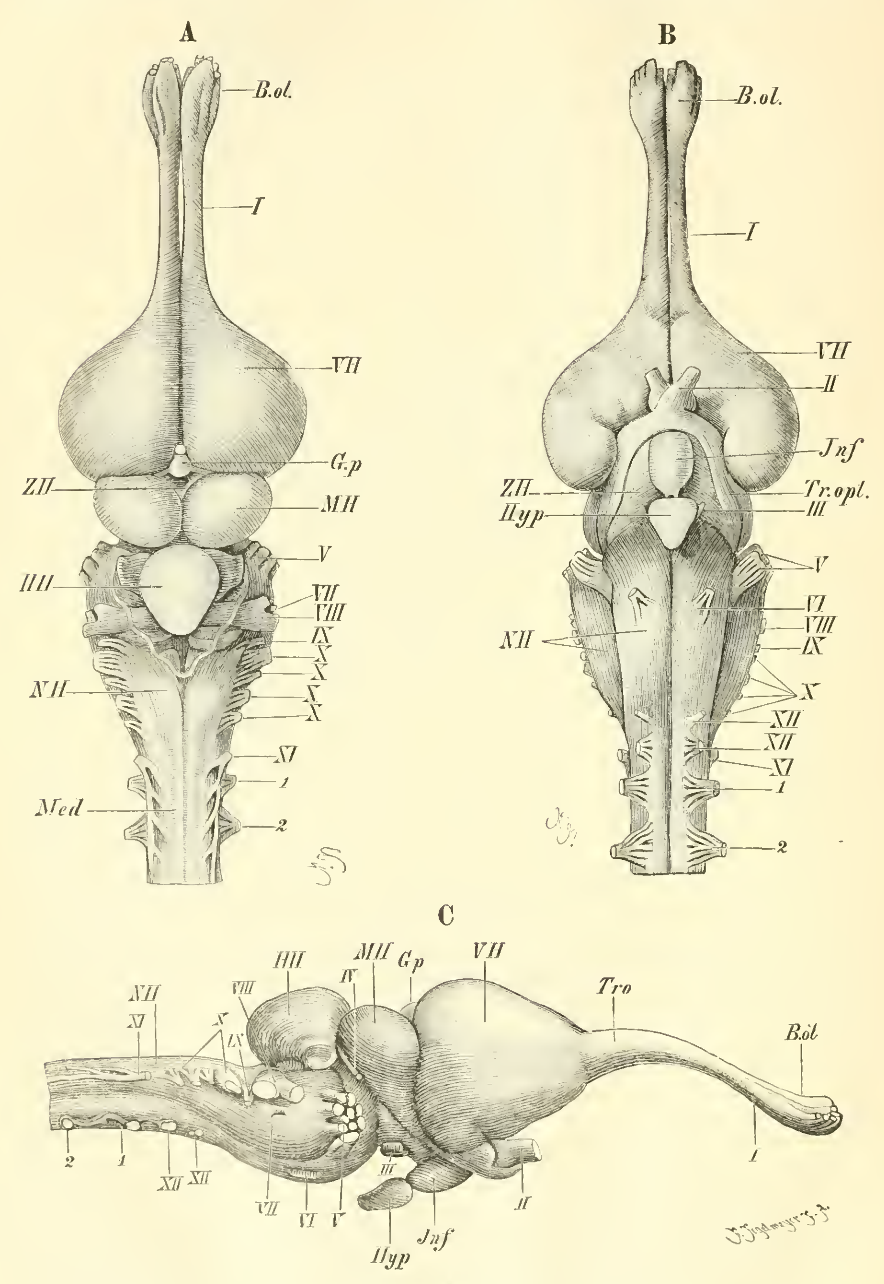


Fig. 149. Gehirn vom Alligator, *A* dorsale-, *B* ventrale-, *C* Profil-Ansicht. *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv, 1, 2 erster und zweiter Spinalnerv, *B.ol* Bulbus olfactorius, *Tro* Tractus olfactorius, *G.p* Glandula pinealis, *Tr. opt* Tractus opticus, *Jnf* Infundibulum, *Hyp* Hypophyse. Med. Medulla spinalis.

deutliches Infundibulum, sowie eine Epiphyse, von der gleich weiter die Rede sein wird.

Das Mittelhirn, von dem die Tractus optici ausstrahlen, stellt immer einen starken, paarigen[1]) oder gar vierfachen Abschnitt dar, und das Hinterhirn lässt eine dickere Mittel- und zwei lappen- oder flügelartige Seitenpartien unterscheiden. Das Hinterhirn legt sich häufig klappenartig eine Strecke weit über die Rautengrube und erreicht seine grösste Entwicklung bei Crocodiliern. Bei vielen Reptilien, so vor Allem bei Sauriern, zeigt es den Amphibien gegenüber nur sehr unerhebliche Fortschritte und steht dadurch in schroffem Gegensatz zu dem gewaltigen Hinterhirn der meisten Fische.

Auf alle Einzelheiten und die bei verschiedenen Reptilien-Ordnungen zu beobachtenden Verschiedenheiten kann hier nicht näher eingegangen werden, ein Punkt aber, wodurch das Gehirn der Saurier primitivere Charaktere aufweist als dasjenige aller übrigen Vertebraten, erfordert eine besondere Besprechung, ich meine die Glandula pinealis, die hier ihre ursprüngliche Bestimmung, ein unpaares Sehorgan zu bilden, welches mit dem Auge mancher Wirbellosen eine gewisse Aehnlichkeit besitzt, noch beibehalten hat.



Fig. 150. Längsschnitt durch die Bindegewebskapsel mit dem Pinealauge von Hatteria punctata. Schwach vergrössert. Nach BALDWIN SPENCER.

Der vordere Theil der Kapsel füllt das Scheitelloch (Foramen parietale) aus.

K bindegewebige Kapsel; *l* Linse; *h* mit Flüssigkeit gefüllte Höhle des Auges; *r* retinaähnlicher Theil der Augenblase; *M* Molecularschicht der Retina; *g* Blutgefässe; *x* Zellen im Stiel des Pinealauges; *St* dem Sehnerv vergleichbarer Stiel des Pinealauges.

Es handelt sich dabei um das oberste blasenartig erweiterte Ende des Zirbelschlauches, welches unter jene Stelle des Schädels zu liegen kommt, wo man das Scheitelloch zu suchen gewohnt ist. Die obere Wand hat sich zu einer Linse verdickt, während der Hin-

1) Dass es sich hier bereits um die Anlage eines hinteren Paares von Vierhügeln im Sinne der Mammalia handelt, habe ich schon von längerer Zeit nachgewiesen. Das Prioritätsrecht kommt also nicht Bellonci zu.

tergrund der (häufig abgeplatteten) Epiphysenblase von einer mehrschichtigen Retina eingenommen wird. An der Aussenseite wird das Organ von einer bindegewebigen Kapsel umgeben. Bei Hatteria und zahlreichen anderen Sauriern ist ein aus dem ursprünglich hohlen Zirbel-

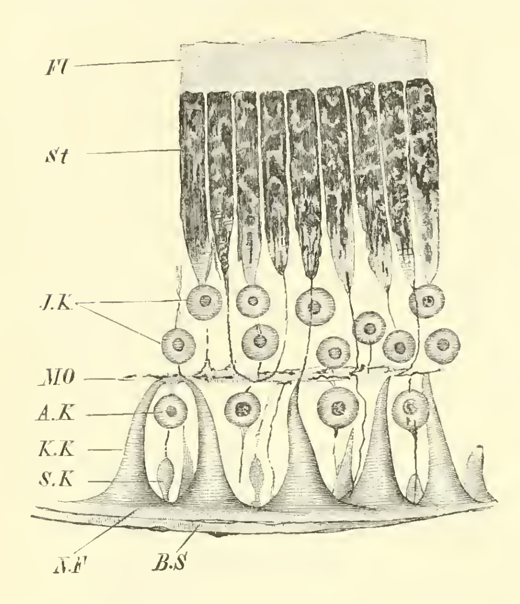


Fig. 151. Schnitt durch die Retina von Hatteria punctata. Nach W. B. Spencer.

Fl Flüssigkeit im Innern der Augenblase, *St* dem Centrum der Augenblase zugekehrte Stäbchen, von Pigment umgeben, *J.K* innere kugelförmige Elemente (Körner), *MO* Moleculare Schicht, *A.K* kegelförmige —, *S.K* spindelförmige Elemente, welche beide mit Nerven in Verbindung stehen, *N.F* Nervenfaserschicht, *B.S* Bindegewebsschicht, welche das Parietalauge nach aussen (gegen das Foramen parietale) abgrenzt.

schlauch hervorgehender Sehnerv deutlich zu constatiren, allein bei der Eidechse und Blindschleiche erscheint er bindegewebig degenerirt, und in Folge dessen ist das Pinealauge von seinem Mutterboden, d. h. dem Dach des Zwischenhirnes, abgeschnürt. In seinem ganzen Verhalten ist es bei Lacerta und Anguis ungleich einfacher als bei Hatteria und dies gilt namentlich für die Structur der Retina.

In vielen Fällen bleibt die über dem Parietalauge liegende Hautpartie, sowie das darunter befindliche Binde- und Duralgewebe pigmentlos, ja zuweilen ist es so hell und durchsichtig, dass man von einer Art von Cornea sprechen kann. Dies berechtigt zur Annahme, dass die Function des Organes auch heute noch nicht vollständig erloschen ist.

Vögel.

Hier entwickelt sich das Stammganglion des Vorderhirns zu einer bei keiner anderen Thierart erreichten relativen Grösse, während die Rindenformation den Reptilien gegenüber keinen wesentlichen Fortschritt aufweist. Im Innern des Stammganglions entstehen neue Zellgruppen und Faserstränge, während daneben die uns schon von den Fischen her bekannten Pedunculi cerebri fortbestehen. Ueber das Markbündel der sagittalen Scheidewand, sowie über das Corpus callosum und den Fornix vergl. das Amphibien- resp. Reptilgehirn.

Die bei gewissen Reptilien schon angebahnte Uebereinanderlagerung der einzelnen Hirntheile ist hier durch die gewaltige Grösse des Vorderhirnes resp. dessen Stammganglions noch viel weiter gediehen, so

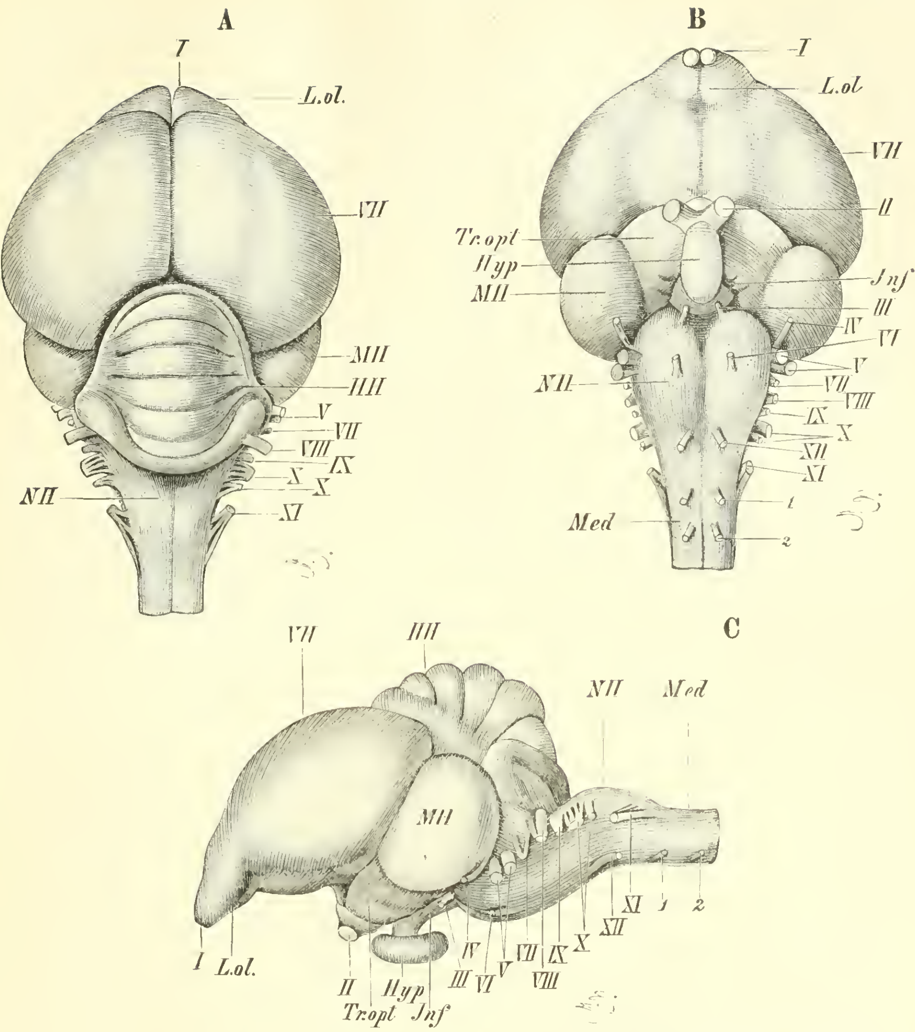


Fig. 152. Gehirn der Haustaube. *A* dorsale-, *B* ventrale-, *C* Profil-Ansicht. *VH* Vorderhirn, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *Med* Medulla spinalis, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv, 1, 2 erster und zweiter Spinalnerv, *L.ol* Lobus olfactorius, *Tr.opt.* Tractus opticus, *Jnf* Infundibulum, *Hyp* Hypophyse.

dass die weiter nach hinten liegenden Partien zum grössten Theil überlagert werden und basalwärts rücken. Das Hinterhirn allein bleibt in seiner vollen Ausdehnung unbedeckt und verschliesst nach rückwärts die Rautengrube. Es besteht aus einer schon bei Reptilien angedeuteten, starken, wurmartig gekrümmten Mittel- und aus zwei nach Form und Grösse ungemein schwankenden Seitenpartien (Flocculi).

Das Mittelhirn[1]) ist in seinen beiden Hälften auseinander- und nach abwärts gerückt, so dass diese, dem Chiasma der enormen Sehverwen

1) Auch am Mittelhirn lässt sich eine dem hinteren Vierhügelpaar der Säugethiere entsprechende Partie nachweisen.

sich nähernd seitlich in die vom Vorder-, Hinter- und Nachhirn begrenzte Bucht zu liegen kommen. Lobi olfactorii sind da, wo sie überhaupt vorkommen, nur schwach entwickelt.

Die Glandula pinealis kann in Folge der starken Volumsentfaltung des Vorderhirns ihre Lage ändern, indem sie bei manchen Vögeln nicht mehr nach vorne, sondern nach oben und etwas nach hinten gerichtet ist. Ihre Wände sind zum grössten Theile in Bindegewebe

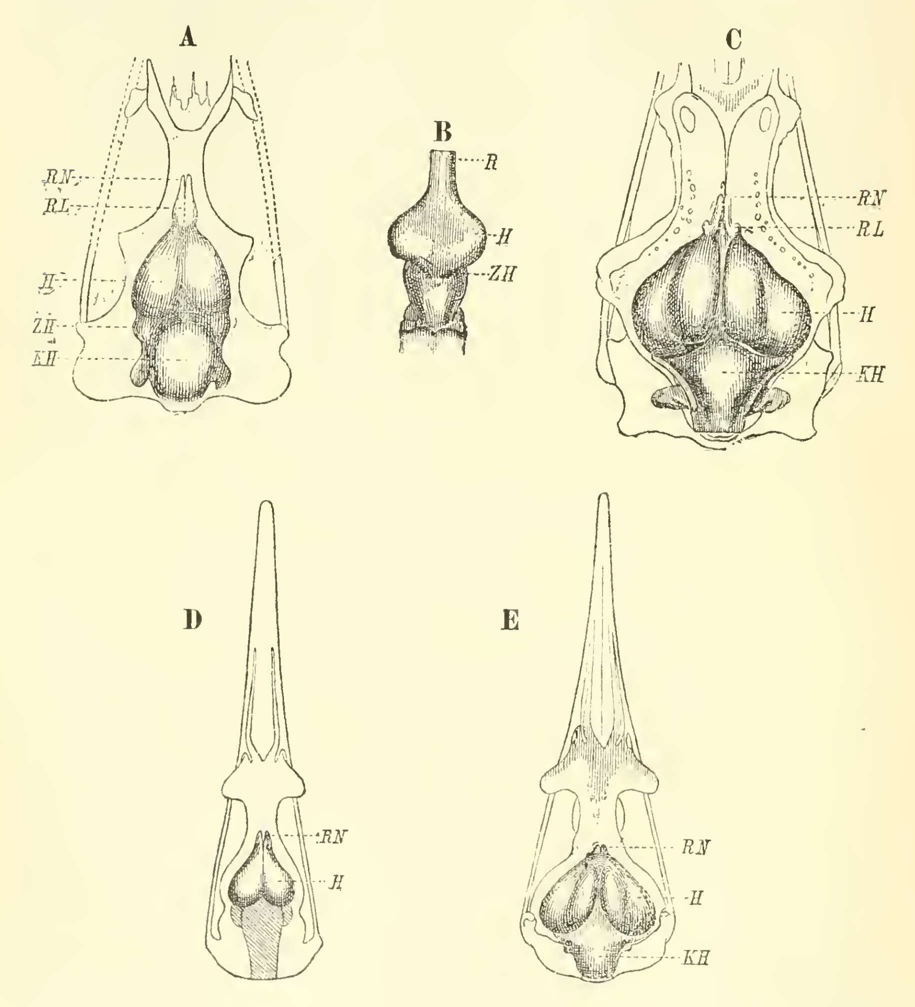


Fig. 153. *A* Gehirn des Hesperornis regalis, *B* des Alligators, *C* des Colymbus torquatus, *D* des Ichthyornis victor, *E* der Seeschwalbe (Sterna cantiaca). Sämmtliche Figuren nach Marsh. *RL* Riechlappen, *RN* Riechnerven (*R*), *H* Hemisphären, *ZH* Zwischenhirn, *KH* Kleinhirn.

umgewandelt, doch haftet ihr distales Ende immer noch an der Dura mater. Im Inneren zeigt das Organ deutlich einen epithelialen, tubulösdrüsigen Charakter, ist reichlich von fibrösem Gewebe durchwachsen und reichlich vascularisirt. Wie überall an der Epiphysis cerebri, so kann man auch an derjenigen der Vögel eine voluminösere distale und eine

stielartig ausgezogene proximale Partie unterscheiden. Letztere sitzt dem Dache des Zwischenhirnes auf und dieses liegt mit seiner mittleren und vorderen Partie zwischen das Mittelhirn eingekeilt.

Entsprechend der steil aufsteigenden Schädelbasis nimmt auch die Längsachse des Gehirns eine so steile Richtung an, dass sie mit der von der Schnabelspalte nach hinten gezogenen Kopflängsachse fast einen rechten Winkel beschreibt. Die der Kreideperiode angehörigen Zahnvögel, mit Hesperornis an der Spitze, besassen ein sehr kleines Gehirn, beziehungsweise sehr kleine Hemisphären. Ihr Gehirn steht demjenigen recenter Reptilien (Alligator) ungleich näher als demjenigen irgend eines heute lebenden Vogels. Die Lobi olfactorii, welche, wie wir oben sahen, bei den Vögeln eine nur sehr untergeordnete Rolle spielen, waren bei den Zahnvögeln stark ausgebildet. Die Riechnerven durchbrechen zwei Löcher, um in die Nasenhöhle zu gelangen. Der Sehnerv und das mit deutlichen Flocculi versehene Hinterhirn waren sehr stark.

Säuger.

Hier wird die bei Sauropsiden noch so unvollständige Rindenlage des Vorderhirn-Mantels zu einem mächtigen, (unter Umständen) vielgefalteten Ueberzug des ganzen Gehirns. Zahlreiche Säuger besitzen übrigens noch glatte Hemisphären. Das embryonale Organ hat mit dem der Reptilien und Vögel grosse Aehnlichkeit, später aber gewinnt es durch den hohen Differenzirungsgrad des Mantels einen durchaus eigenartigen Charakter. Auswachsend legt dieser sich, wie früher schon erwähnt, über einen grossen Theil oder gar über alle caudalwärts liegenden Hirntheile herüber.

Der Grund der häufig zu beobachtenden Faltung der Hirnrinde liegt in zwei Factoren, einmal im Eigenwachsthum derselben und dann in einer Nichtcongruenz zwischen Hirn- und Schädelwachsthum.

Aus der Rinde kommt eine sehr grosse Menge von Fasern, der Stabkranz. Ihre Zahl ist beim Menschen die relativ höchste, bei niederer stehenden Säugethieren eine geringe, und bei manchen, den Nagern z. B., eine sehr kleine. Ausserdem aber hat sich in der Rinde selbst ein reiches Fasernetz entwickelt, welches alle Theile derselben unter einander verknüpft. Andere mächtige Bündel durchziehen die Hemisphären, einzelne Gebiete ihres Mantels mit andern verbindend. Auch das Commissuren-System hat sich bedeutend weiter entwickelt und es ist namentlich die Mantelcommissur, der Balken, entsprechend der Ausdehnung des Mantels, ein mächtiges Gebilde geworden. Man darf übrigens nicht glauben, dass dieses Verhalten plötzlich und sprungweise erreicht worden ist, sondern der Process vollzog sich nur ganz allmählich von Stufe zu Stufe bis zu den Primaten hinauf. Dies beweisen die Monotremen, Marsupialier und Edentaten, indem sie neben einer äusserst geringen Balkenanlage auch noch eine Reihe anderer niederer Merkmale besitzen, welche für ein Stehenbleiben des Gehirns auf einer niederen Entwicklungsstufe sprechen. Aehnliches gilt auch noch für das Gehirn der Nager, Insectivoren und gewisser Chiropteren.

Fornix und Ammonswindung erreichen eine viel höhere Entwicklungsstufe. In der Commissura anterior gelangen die die Schläfenlappen verbindenden Fasern zu kräftiger Entfaltung, während der bei Reptilien und Amphibien vorherrschende Riechnervenantheil zwar

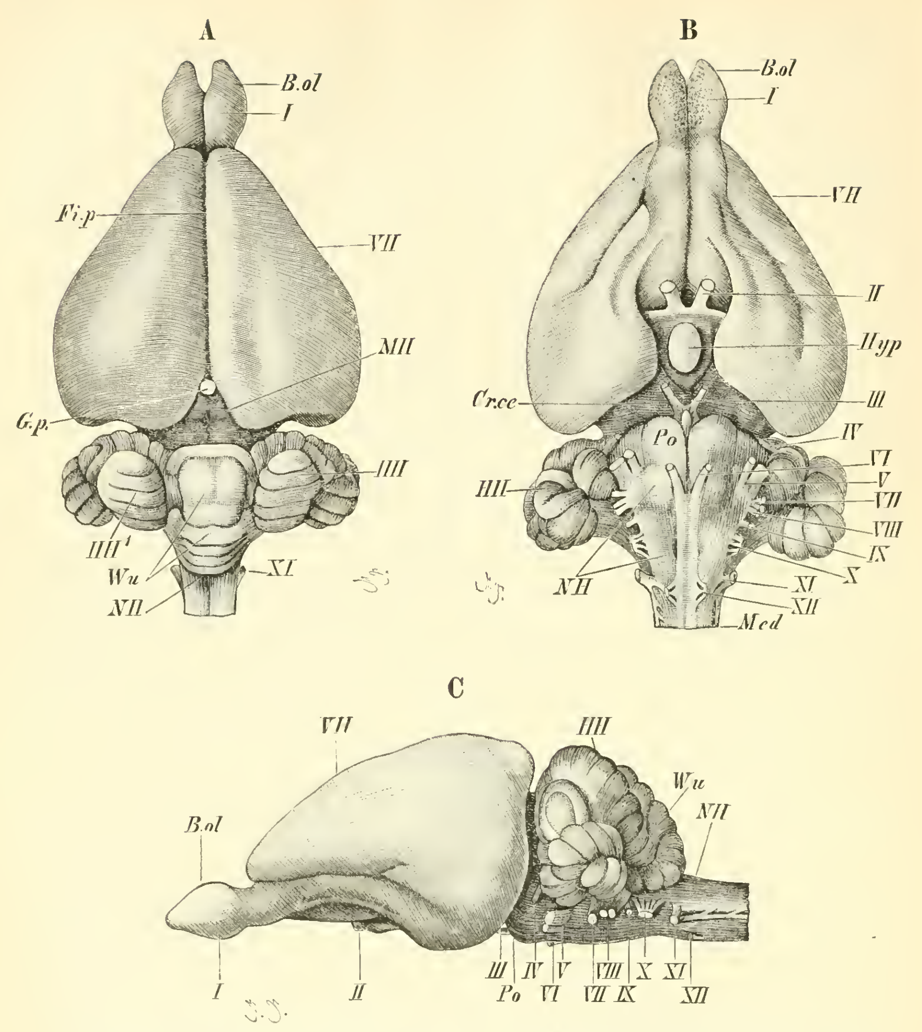


Fig. 154. Gehirn des Kaninchens. *A* dorsale-, *B* ventrale-, *C* Profil-Ansicht. *VH* Vorderhirn, *MH* Mittelhirn, *HH*, *HH*[1] Seitentheile (Hemisphären) des Hinterhirns, *Wu* mittlerer Abschnitt des Hinterhirnes (Wurm), *NH* Nachhirn, *med* Medulla spinalis, *G.p* Glandula pinealis, *Hyp* Hypophyse, *Po* Gegend der Brücke (Pons), *Cr.ce* Crura cerebri, *Fi.p* Fissura pallii (Mantelspalte), *B.ol* Bulbus olfactorius, aus welchem der Nervus olfactorius entspringt. *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv.

noch deutlich nachweisbar bleibt, aber bei den Primaten z. B. doch stark gegen die übrigen in dieser Commissur liegenden Fasern zurücktritt.

Das Stammganglion wird von den aus dem Mantel herabkommenden Fasern umschlossen und durchbrochen (vordere Schenkel der Capsula interna der Primaten). Im Gegensatz zu dem homologen Gebilde aller unterhalb der Mammalia stehenden Wirbelthiere tritt das Stammganglion bei letzteren mehr und mehr in die Tiefe zurück und wird schliesslich zu einem, im Vergleich mit dem übrigen Gehirn, kleinen Gebilde.

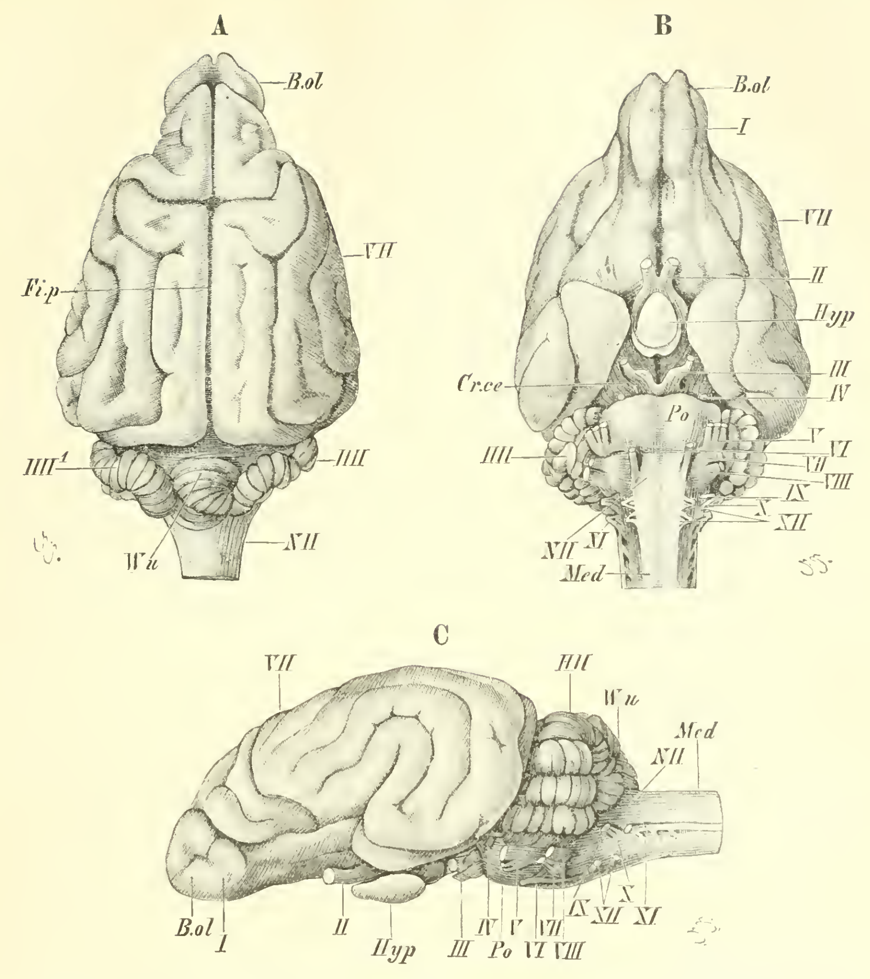


Fig. 155. Gehirn eines Hühnerhundes. *A* dorsale-, *B* ventrale-, *C* Profilansicht. *VH* Vorderhirn, *HH*, *HH*[1] Seitentheile (Hemisphären) des Hinterhirns, *Wu* mittlerer Theil (Wurm) des Hinterhirns, *NH* Nachhirn, *Med* Medulla spinalis, *Fi. p* Fissura pallii (Mantelspalte), *Cr. ce* Crura cerebri. *Hyp* Hypophyse, *Po* Brückengegend, *B. ol* Bulbus olfactorius, aus welchem die Filamenta olfactoria (Riechnerv) entspringen, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv.

Seit langer Zeit ist man gewohnt, am Säuger-Gehirn und speciell an dem des Menschen nicht nur Gyri und Sulci [1]), sondern auch Lappen (Lobus frontalis, parietalis, occipitalis, temporalis und centralis) zu unterscheiden (vergl. Fig. 157), obgleich der Ausdruck der Wirklichkeit nicht oder doch nur sehr wenig entspricht. Mit viel grösserem Recht kann man ihn auf den Lobus olfactorius anwenden (vergl. Fig. 154, 155). Dieser liegt entweder in der directen Vorwärtsverlängerung

1) Bezüglich des bei verschiedenen Säugethiergruppen verschiedenen Windungstypus verweise ich auf Fig. 155 und 157. Genaueres hierüber findet sich in meinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie.

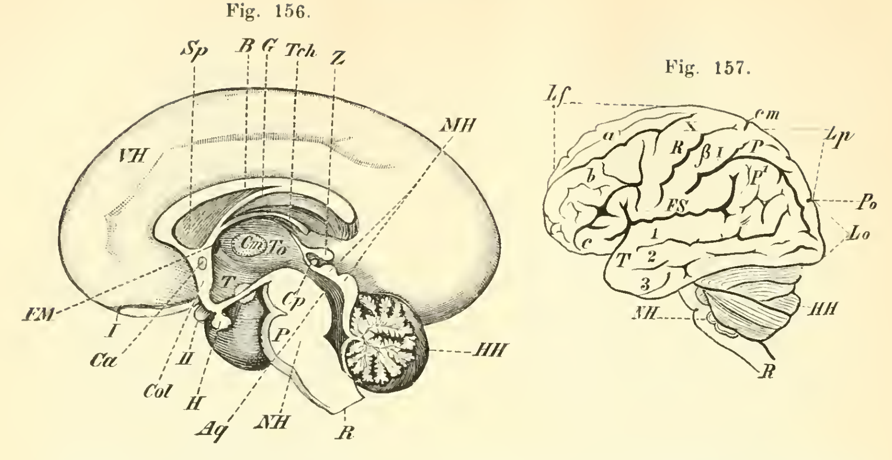


Fig. 156. Gehirn des Menschen, Medianschnitt. *VH* Vorderhirn, *To* Thalamus opticus (Zwischenhirn) mit der mittleren Commissur *Cm*, *Z* Zirbel, *T* Trichter (Infundibulum), *H* Hypophyse, *MH* Mittelhirn mit dem Aquaeductus Sylvii *Aq*, nach vorne davon die hintere Commissur *Cp*, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn mil Pons *P*, *R* Rückenmark, *B* Balken, *G* Gewölbe, welches nach vorne und abwärts zu den Columellae *Col* ausläuft; vor diesen bei *Ca* die vordere Commissur, zwischen ihnen und dem Sehhügel (*To*) das Foramen Monroi *FM*, *Tch* Tela chorioidea, *I* N. olfactorius, *II* N. opticus.

Fig. 157. Hirnwindungen des Menschen, nach A. Ecker.

Lf } Lobus { frontalis
Lp } Lobus { parietalis
Lo } Lobus { occipitalis
T } Lobus { temporalis

a, *b*, *c* oberer, mittlerer und äusserer Gyrus frontalis, *X*, β*I* vordere und hintere Centralwindung, durch den Sulcus Rolando (*R*) von einander getrennt, *cm* an der dorsalen Hirnfläche eben noch einschneidender Sulcus calloso-marginalis, *P*, P^1 innere und äussere Scheitelwindung, beide durch die Interparietalfurche (*I*) von einander getrennt, *Po* Parieto-occipitalfurche, *FS* Fossa Sylvii, 1—3 obere, mittlere und untere Temporalwindung, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark.

des Stirnhirns frei und offen zu Tage, oder er wird, eine Rückbildung eingehend, vom Stirnhirn überlagert (viele Wassersäugethiere und Primaten).

In Folge dieses Umstandes kann man osmatische und anosmatische Säuger, oder solche mit starkem und solche mit verkümmertem Riechlappen unterscheiden (vergl. das Geruchsorgan).

Mit dem gewaltigen Auswachsen des Grosshirns differenzirt sich auch der Seitenventrikel in mehrere Unterabtheilungen, welche man als Vorder-, Hinter- und Unterhorn bezeichnet[1]).

Das Mittelhirn (Corpus bigeminum), welches durch eine Kreuzfurche in vier Hügel zerlegt wird[2]), stellt den niedrigen Verte-

1) Ueber das Ventrikelsystem im Allgemeinen vergl. die Einleitung zum centralen Nervensystem.

2) Auf dem vorderen Paar der Vierhügel ruht die Zirbel, welche sich von ihrem ursprünglichen Verhalten sehr weit entfernt. Erstens ist sie in postembryonaler Zeit unter die Hemisphären des Vorderhirns ganz hinabgerückt resp. von ihnen nach hinten umgelegt und so also ausser allem Contact mit den Schädeldecken und Hirnhüllen gesetzt; zweitens ist sie zu einem rundlich-ovalen oder auch mehr platten, aus compactem epithelialem Gewebe bestehenden und mit sogenanntem Hirnsand angefüllten Säckchen umgebildet. Sie bleibt übrigens durch zwei nach vorne laufende, starke Stiele,

braten gegenüber nur einen sehr kleinen Hirnabschnitt dar, wogegen das Hinterhirn (Cerebellum) kräftig ausgeprägt ist. Der von den

Fig. 158. Die Hauptfasersysteme des menschlichen (Säugethier-) Gehirnes, schematisch. Nach einer Zeichnung von A. Ecker. *Cacb* Crura medullae ad cerebellum, *Cap* Crura cerebelli ad pontem, *Cac* Crura cerebelli ad Corpora bigemina, *C.C.* Crura (Pedunculi) cerebri, *HM* Hemisphären, *Cs* Corpus striatum, *Th* Thalamus opticus, *L* Lemniscus, *P* Pons, *HH* Hinterhirn (cerebellum).

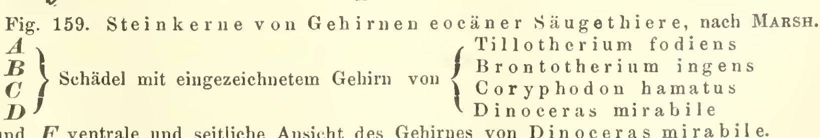


Fig. 159. Steinkerne von Gehirnen eocäner Säugethiere, nach Marsh.

A, *B*, *C*, *D* Schädel mit eingezeichnetem Gehirn von Tillotherium fodiens, Brontotherium ingens, Coryphodon hamatus, Dinoceras mirabile

E und *F* ventrale und seitliche Ansicht des Gehirnes von Dinoceras mirabile.

---

die sogenannten Pedunculi epiphyseos s. conarii, mit ihrem Mutterboden, dem Zwischenhirn, d. h. den medialen Flächen der Sehhügel (Stria medullaris), verbunden. Die zwischen jenen liegende vordere Wand des ursprünglichen Zirbelschlauches ist bindegewebig umgewandelt.

In den Pedunculi epiphyseos allein persistirt zeitlebens die Nervensubstanz.

Reptilien an sich kundgebende Zerfall desselben in einen mittleren und zwei seitliche Abschnitte tritt bei den Säugethieren noch viel stärker hervor. Jener wird hier zum sogenannten Wurm (Vermis), diese dagegen entwickeln sich bei höheren Typen zu den Kleinhirnhemisphären. Mit der Herausbildung der letzteren tritt aber noch eine weitere, grosse Commissur zwischen ihnen auf, nämlich die **Brücke (Pons)**. Sie umschlingt, ventralwärts ausstrahlend, das Nachhirn, d. h. die Medulla oblongata, halfterartig und verhält sich in ihrer Entwicklung proportional zu der höheren oder tieferen systematischen Stellung des betreffenden Säugethieres.

Weitere Fasersysteme werden als Crura medullae ad cerebellum, Crura cerebelli ad cerebrum und als Crura s. pedunculi cerebri bezeichnet (Fig. 158).

Zum Schluss sei noch einiger ausgestorbener, aus dem Eocän Nord-Americas stammender, Säugethier-Geschlechter Erwähnung gethan, von deren Gehirn wir uns, was die äusseren Formverhältnisse (auf Grund der vorhandenen „Steinkerne") betrifft, eine recht gute Vorstellung verschaffen können. Jene Gehirne sowohl, wie auch das über das Gehirn der Zahnvögel Mitgetheilte werfen ein helles Licht auf die Stammesgeschichte des Vertebratengehirnes im Allgemeinen.

Das Gehirn aller jener Geschlechter, wie in erster Linie dasjenige von Dinoceras mirabile (Figur 159 **D**, **E**, **F**), ist durch die ausserordentliche Kleinheit charakterisirt und dies gilt vor Allem für das Vorderhirn. Dazu kommt, dass das Hirn des obgenannten Thieres eine so auffallende Aehnlichkeit mit demjenigen der Lacertilier zeigt, dass man dasselbe ohne Kenntniss des Skeletes unbedingt für ein Eidechsengehirn erklären würde. Wie klein die Dimensionen des Dinoceras-Gehirnes waren, geht daraus hervor, dass man den Steinkern desselben durch den grössten Theil des Wirbelcanales frei hindurchziehen kann (Marsh).

II. Peripheres Nervensystem.

Das periphere Nervensystem vermittelt die physiologische Verbindung der Peripherie des Körpers mit dem centralen Nervensystem in centripetaler (**sensible Nerven**) und centrifugaler Richtung (**motorische Nerven**).

Ihrer Lage nach unterscheidet man zwei Hauptgruppen von peripheren Nerven, nämlich **spinale** und **cerebrale**, d. h. solche, welche im Bereich des Rückenmarks, und solche, welche im Bereich des Gehirnes liegen. Erstere stellen leichter zu verstehende, sozusagen einfachere Bildungen dar und zeigen eine auf die dorsale und ventrale Seite des Rückenmarks gleichmässig vertheilte Anordnung, insofern man in jedem Körpersegment je ein oberes (dorsales) und ein unteres (ventrales) Paar unterscheiden kann. Jenes führt sensible, dieses motorische Fasern.

So leicht die erste Entstehung des centralen Nervensystems zu verfolgen ist, so schwer gelingt es mit derjenigen des peripheren. Diese Angelegenheit ist deshalb bis auf den heutigen Tag noch zum Theil Gegen-

stand der Controverse, und dies gilt speciell für die Anlage der Spinalganglien resp. der dorsalen Spinalnerven.

Dabei handelt es sich aber, wie J. Beard gezeigt hat, nicht um jenen Bezirk, welchen His als Zwischenstrang bezeichnet hat, sondern um diejenige Zone des Ektoderms, welche zwischen jenem und dem Medullarrohr liegt.

Was meine eigene Ansicht hierüber betrifft, so schliesse ich mich Jenen an, welche die Ganglienanlage nicht aus der Verschlussstelle des Neural-Rohres, sondern aus dem an die Medullarplatte angrenzenden Theil des äusseren Keimblattes ableiten. Es erscheint also die Anlage der Spinalganglien — und dasselbe gilt, wie ich später zeigen werde, auch für die Ganglien der Hirnnerven — bereits präformirt, bevor das centrale Nervensystem zum definitiven Rohr geschlossen wird, d. h. sie werden sozusagen von der Peripherie her in letzteres mit übernommen.

Nachdem die Ganglien gebildet sind, existirt in der Fötalzeit eine kurze Periode, in welcher dieselben weder mit der Peripherie noch mit dem Neuralrohr in Verbindung stehen (offenbar ein cänogenetischer Vorgang). Eine solche wird nach beiden Seiden hin dadurch erreicht, dass aus den in den Ganglien enthaltenen Zellen Axencylinder sowohl in centrifugaler als centripetaler Richtung aussprossen und so zur Bildung der dorsalen oder sensiblen Nervenwurzeln des Rückenmarks führen. Letztere beziehen also ihr Material aus den Spinalganglien, während die motorischen Wurzeln aus der ventralen Zone des Rückenmarks entstehen. Ob es sich dabei, wie His und Andere annehmen, nur um ein Auswachsen von Axencylindern oder, was mir viel wahrscheinlicher dünkt, um eine zellige Anlage der Nerven handelt, erscheint noch nicht sicher ausgemacht. Für den letzteren Modus sprechen die Arbeiten von Balfour, Beard und van Wijhe.

Was die Gehirnnerven anbelangt, so fallen sie unter denselben genetischen Gesichtspunkt wie die Spinalnerven, d. h. sie entstehen theils direct aus der ventralen Partie des primitiven Hirnrohres, also nach Art der motorischen Rückenmarksnerven (N. oculomotorius, trochlearis, abducens, accessorius und hypoglossus [ventrale Partie]), theils nehmen sie ihren Ursprung rechts und links von der dorsalen Mittellinie. Dabei handelt es sich um einen ähnlichen Entwicklungsmodus, wie ich ihn oben bei den dorsalen Spinalnerven geschildert habe. Die proliferirende Zellmasse erstreckt sich also in Form eines continuirlichen, strangartigen Gebildes („Nervenleiste“ der früheren Autoren) nicht nur längs dem ganzen Rückenmark, sondern greift auch auf das Gehirn und zwar fast bis zu seinem Vorderende über. Hier wie dort differenzirt sich nun jene Zellmasse, welche ursprünglich ein ganz gleichmässiges Wachsthum zeigt, in Ganglien, aus welchen im Bereich des Gehirnes der N. trigeminus, acustico-facialis, glossopharyngeus und vagus hervorgehen.

Das Ursprungsgebiet aller dieser Nerven liegt also anfangs ganz in der axialen Verlängerung des sensiblen Wurzelgebietes des Rückenmarks, d. h. auf der dorsolateralen Grenze des Neuralrohres, bald aber machen sich Unterschiede bemerklich. Während nämlich die dorsalen Spinalwurzeln an ihrem locus nascendi verharren, rücken die betreffenden Cerebralnerven-Wurzeln (offenbar unter dem Einfluss des sich aus-

bildenden Gehirns) basalwärts herab und nehmen so eine von den dorsalen Spinalwurzeln gänzlich verschiedene Lagerung ein.

Die hierin sich ausprägende Differenz ist gewiss sehr bemerkenswerth, allein von ungleich höherer Bedeutung ist der Umstand, dass die in Frage stehenden Hirnnerven gemischter Natur sind, d. h. dass sie aus sensiblen und motorischen Elementen bestehen. Die letzteren versorgen aber nicht etwa, wie dies für die ventralen Hirnnerven gilt, Muskeln, welche aus den Kopfsomiten stammen (Augenmuskeln und einige Muskeln, die vom Kopf zum Schultergürtel ziehen), sondern sie stehen zu Muskeln in Beziehung, welche aus den Seitenplatten hervorgehen. Auf Grund dieses Verhaltens kann das Bell'sche Gesetz für den Kopfabschnitt der Wirbelthiere nur eine sehr eingeschränkte Geltung beanspruchen (J. W. van Wijhe).

Der obigen Darstellung liegen im Wesentlichen Beobachtungen an Selachier-Embryonen zu Grunde und dies verbürgt den ursprünglichen Charakter der betreffenden Verhältnisse. Gleichwohl kann ich nicht umhin, an dieser Stelle der Untersuchungen von W. His über die Entwickelung der menschlichen Gehirnnerven Erwähnung zu thun, da hier einige Punkte zur Sprache kommen, welche beweisen, dass über die schwierige Frage nach der Urgeschichte der Hirnnerven wohl noch lange nicht das letzte Wort gesprochen werden kann. Ich lasse dabei ganz unerörtert, ob und inwiefern es sich dabei um eine Verwischung der ursprünglichen Verhältnisse, beziehungsweise um das Auftreten von secundären Erscheinungen handelt.

His spricht von motorischen Vagus-, Glossopharyngeus- und Trigeminuskernen und stellt dabei den gesammten Facialis (!) ebenfalls in diese Kategorie. Alle diese Kerne, und dahin gehören auch diejenigen des Accessorius, liegen in der Vorwärtsverlängerung der Seitenhornzone des Rückenmarks.

Im Gegensatz dazu liegen die Kerne der Augenmuskelnerven und des Hypoglossus in der Verlängerung der der Vorderhornzone des Rückenmarkes angehörigen ventralen Spinalnerven. Da sich aber bei der Bildung der letzteren sowohl Seitenhorn- als Vorderhorn-Elemente betheiligen, so kann von keiner engeren Parallele zwischen beiden die Rede sein. Es handelt sich also vom Halsmark d. h. vom Auftreten des Accessorius an, um eine Spaltung des bandartigen motorischen Rückenmark-Kernes in zwei langgezogene Parallel-Kerne, die sich aufs Gehirn fortsetzen. In der oberen Kernreihe wären die motorischen Theile des Trigeminus, Glossopharyngeus, Vagus, der gesamte Facialis und der Kopftheil des Accessorius, in der unteren (ventralen) die Augenmuskelnerven und der Hypoglossus zu suchen.

Wir haben also wohl im Auge zu behalten, dass im Bereich jedes dorsalen (sensiblen) Nerven, mag er dem Gehirn oder dem Rückenmark angehören, ursprünglich ein **Spinalganglion** liegt, während ein solches den ventralen Nerven gänzlich abgeht.

Im Allgemeinen gilt nun der Satz, dass sich beide Nervenwurzeln jenseits des Ganglions mit einander vereinigen; allein Vieles spricht dafür, dass die Vorfahren der heutigen Wirbelthiere getrennte dorsale

und ventrale Nervenwurzeln besessen haben müssen, wie dies bei Amphioxus und den Petromyzonten heute noch der Fall ist[1]).

Von jenem Vereinigungspunkt an theilt sich der gemeinsame Stamm wieder in einen dorsalen, ventralen und intestinalen Zweig. Ersterer geht zur Musculatur und Haut des Rückens, der ventrale versorgt die seitlichen und ventralen Körperwände, der intestinale dagegen geht Verbindungen mit jenem Nervensystem ein, das wir oben als sympathisches bezeichnet haben.

1) Rückenmarksnerven.

Während das obere und untere Nervenpaar im Allgemeinen in einer und derselben Querebene liegt, findet bei Amphioxus[2]), den Cyclostomen, Selachiern und Dipnoërn insofern eine Abweichung von dieser Regel statt, als sich mit einer asymmetrischen Verschiebung der Somiten ein alternirendes Verhalten der Nervenaustritte zwischen rechts und links verbindet, oder als immer ein vorderes Paar mit einem hinteren abwechselt. Auch bei Ganoiden trifft man noch seitliche Verschiebungen der Nervenwurzeln.

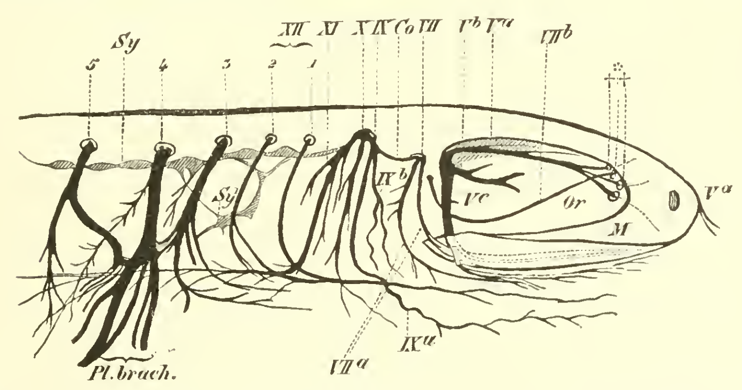


Fig. 160. Kopfnerven und Plexus axillaris von Salamandra atra. V^a R. ophthalmicus, V^b R. maxillaris, V^c R. mandibularis Trigemini, †† Durchtritt des R. ophthalmicus in die Nasenhöhle, nach vorne zur Schnauze durchbrechend (V^a). *VII* Facialis, *VIIa* sein R. hyoideo-mandibularis, *VIIb* sein R. palatinus, welcher bei * in die Nasenhöhle eintritt. *Co* Verbindungsschlinge zwischen Facialis und Glossopharyngeus (*IX*), *IXa* Zungenast des Glossopharyngeus, IX^{α} sein Schlundkopf-Ast, *X* Vagus, *XI* Accessorius Willisii, *XII* Hypoglossus (die zwei ersten Spinalnerven). 1—5 die ersten 5 Spinalnerven, *Pl. brach.* Plexus brachialis, *Sy* Grenzstrang des Sympathicus, bei Sy^1 mit den Spinalnerven sich verbindend, *Or* Orbita, *M* Maxilla.

Während bei Fischen bezüglich der Nervenaustritte (durch die Intercalarstücke, durch die Bogen oder zwischen denselben) die allermannigfachsten Variationen vorkommen, treten die Spinal-Nerven

1) Bei Bdellostoma und Myxine kommt es zu einer Vereinigung der dorsalen und ventralen Wurzeln.

2) Bei Amphioxus alterniren die Nerven nicht nur zwischen rechts und links, sondern ein dorsaler wechselt auch stets mit einem ventralen ab, so dass ein dorsaler Nerv rechts auf denselben Querschnitt fällt mit einem ventralen links. Die beiden Hirnnerven-Paare dieses Thieres sind nicht verschoben.

von den Amphibien an in der Regel jederseits zwischen den Bogen durch die Foramina transversaria hervor.

In ihrem ursprünglichen, indifferenten Verhalten haben wir uns die Spinalnerven so vorzustellen, dass sie sich in streng metamerer Anordnung und gleichmässigem Entwicklungsgrad am Körper verbreiten. Dieser wird, wie ich bei der Schilderung des Rückenmarkes schon angedeutet habe, durch das Auftreten von Extremitäten dahin modificirt, dass eine grössere Anzahl von Spinalnerven zu **Plexusbildungen** zusammentritt, die man ihrer Lage nach als **Pl. cervicalis, brachialis, lumbalis** und **sacralis** bezeichnet. Die Zahl der sie componirenden Nerven, sowie die Stärke der letzteren steht gewöhnlich in gerader Proportion zur Entwicklung der Extremität; doch kann hier auf eine specielle Schilderung nicht eingegangen werden, und es sei nur das Allernöthigste bemerkt.

Im Gegensatz zu den Fischen, deren Plexusbildungen sich ihrer grossen Variationsbreite wegen unter keinen einheitlichen Gesichtspunkt bringen lassen, tritt von den Amphibien an durch die ganze Thierreihe hindurch eine typische Gruppirung der Aeste des Plexus brachialis auf. Man unterscheidet nämlich: 1) Nn. thoracici superiores (N. dorsalis scapulae und N. thoracicus posterior s. lateralis der menschl. Anatomie). 2) Nn. brachiales superiores, Homologa der menschlichen Nn. subscapulares, cutaneus brachii internus minor (mit Beschränkung), axillaris und radialis. 3) Nn. brachiales inferiores und thoracici inferiores (Nn. thoracici s. pectorales anteriores, cutaneus brachii internus major s. medius, musculo-cutaneus, medianus und ulnaris (mit Beschränkung).

Der Plexus lumbalis und sacralis zeigt im Allgemeinen, zumal bei Säugern, viel grössere Schwankungen als der Plexus brachialis. Die aus ihm entspringenden Nerven werden als Obturatorius, Cruralis und Ischiadicus beschrieben. Letzterer zerfällt an der freien Extremität in einen N. tibialis und fibularis.

Bei Thieren, welche der Extremitäten schon lange verlustig gegangen sind, ist auch in der Regel jede Spur der betreffenden Plexusbildungen verschwunden. Dies gilt z. B. für die Schleichenlurche und den hinteren Rumpfabschnitt von Siren lacertina. Schlangen dagegen besitzen noch einen aus zwei bis drei Nerven gebildeten Plexus brachialis, welcher auf den einstigen Besitz von vorderen Extremitäten hinweist und an den Plexus brachialis der Schleichen erinnert[1]. Auch vereinzelte Reste der Schultermusculatur sind noch nachweisbar.

Aehnlich verhält es sich auch mit der hinteren Extremität der Schlangen, von der aber ihres conservativeren Charakters wegen zuweilen nicht nur der Plexus nervosus, sondern auch noch Muskeln und Skeletreste erhalten geblieben sind. Die allmähliche Verlängerung des Rumpfes muss als das Causalmoment der Reduction der Gliedmassen angesehen werden.

Falls von der vorderen und hinteren Extremität nichts mehr erhalten ist als der Plexus, so versorgt derselbe die Hautmusculatur.

Die letzten Ursachen der Plexusbildungen liegen 1) in der häufig zu constatirenden, in der Phylogenese und theilweise auch in der Ontogenese sich abspielenden Verschiebung des Extremitätengürtels, wobei die betreffende Gliedmasse zu um so mehr Spinalnerven Be-

---

1) Vergl. auch die oben schon citirte Arbeit von VAN BEMMELEN.

ziehungen eingeht, je weiter jene sich erstreckt; 2) in der Art und Weise der Extremitätenanlage durch Zusammentritt einer Summe von Urwirbeln (vergl. das Gliedmassenskelet der Selachier).

2) Gehirnnerven.

Das Uebereinstimmende in der Genese der Rückenmarks- und Gehirnnerven ist früher schon hervorgehoben worden, zugleich wurde aber auch auf die grossen Schwierigkeiten hingewiesen, die sich dem Versuch, einen Einblick in die ursprünglichen Verhältnisse zu gewinnen, entgegenstellen.

Diese Thatsache kann nicht befremden, wenn man erwägt, dass das Gehirn von der Urgeschichte des Kopfes nicht zu trennen ist, und dass alle die hierbei in Frage kommenden Factoren ihren umbildenden und modificirenden Einfluss in gleicher Weise hier wie dort bethätigt haben müssen.

Trotz alledem aber haben zahlreiche, im Laufe des letzten Jahrzehntes unternommene und in zielbewusster Weise durchgeführte Untersuchungen zu Resultaten geführt, die, wenn sie auch noch Manches unerklärt lassen, doch einen gewaltigen Fortschritt unseres Wissens bedeuten und noch weitere Aussichten eröffnen. Obenan steht in dieser Beziehung die Arbeit von J. W. van Wijhe über den Kopf von Selachier-Embryonen, wodurch der Beweis erbracht wurde, dass sich die Nerven (abgesehen vom Olfactorius und Opticus) auch im Bereich des Kopfes auf einzelne Ursegmente in ähnlicher Weise wie am Rumpf vertheilen lassen. Vergleiche hierüber die folgende Tabelle, welche, mit Ausnahme weniger den Vagus und Hypoglossus betreffender Punkte, auf den Wijhe-schen Angaben beruht.

Uebersichtliche Darstellung der segmentalen Verbreitung der Hirnnerven mit Zugrundelegung der Kopfmetameren.

Metamer I	**Ventrale Aeste**	**Dorsale Aeste**
(M. rectus sup., inf., internus und Obliquus inferior).	Oculomotorius (III)	Ram. ophthalmicus profundus des Trigeminus (V).
Metamer II (Obliquus sup.)	Trochlearis (IV)	Trigeminus (V) nach Abzug des Ram. ophthalmicus profundus.
Metamer III (Rectus externus).	Abducens (VI)	Acusticus (VIII) und Facialis (VII).
Metamer IV (Früh abortiv werdende Muskeln).	fehlt	
Metamer V (Früh abortiv werdende Muskeln.)	fehlt	Glossopharyngeus (IX).

Metamer VI und VII	Zwei vordere, d. h. oralwärts gelegene Wurzeln des *Hypoglossus*.	*Vagus* [1])
Metamer VIII und IX	Zwei hintere, d. h. aboralwärts gelegene Wurzeln des *Hypoglossus*.	Im Schwund begriffene in der Regel nur noch in embryonaler Zeit auftretende *Hypoglossus*-wurzeln.

Die Aenderung der WIJHE'schen Tabelle entsprang gewissen Funden, die ich am *Dipnöer-Gehirn* gemacht hatte. Ich besprach mich darüber mit VAN WIJHE, und das Folgende ist nun *unsere gemeinsame Auffassung der Beziehungen des Vagus zum Hypoglossus*.

Bei *Scyllium*-Embryonen existiren *vier occipitale Myotome*, wovon die drei hinteren je eine ventrale Nervenwurzel besitzen. Beim vordersten, sehr rudimentären Myotom ist eine ventrale Wurzel on-

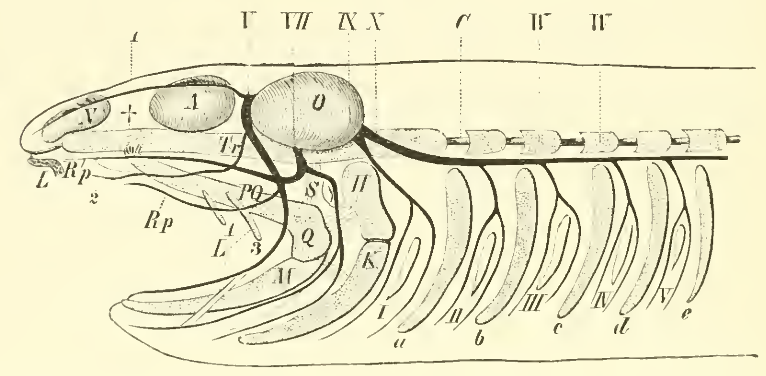


Fig. 161. *Halbschematische Darstellung der segmentalen Kopfnerven mit Zugrundelegung des Selachierschädels.* *N*, *A*, *O* die 3 Sinnesblasen, *Tr* Trabekel, *Q* und *PQ* Quadratum und Palatoquadratum, bei † mit den Trabekeln durch Bindegewebe verbunden, *M* Mandibel, *L*, *L*[1] Labialknorpel, *H* Hyomandibulare, *K* Hyoidbogen, *a—e* ächte Kiemenbogen, zwischen welchen die Kiemenspalten (*I—V*) sichtbar sind, *S* Spritzloch, *C* Chorda, *W*, *W* Wirbelkörper, *V* N. trigeminus, 1, 2, 3 seine 3 Haupt-Aeste, *Rp* sein Ramus palatinus, *VII* N. facialis, *Rp* sein Ramus palatinus, *IX*, *X* Glossopharyngeus und Vagus.

togenetisch nicht mehr nachzuweisen, muss aber früher dennoch vorhanden gewesen sein. In einem gewissen Embryonalstadium kreuzt der Vagus das I. und II. Myotom, bei Myotom III und IV dagegen treten *besondere dorsale Wurzeln* auf, die später wieder schwinden (FRORIEP). Auf Grund dessen ist die Annahme erlaubt, *dass der ontogenetisch nicht mehr zur Anlage kommende und der nächst hintere Strang des Hypoglossus zum Vagusgebiet gehört*. Diese Erwägungen erhalten eine willkommene Bestätigung durch die Verhältnisse bei *Dipnoërn* und zwar speciell bei *Protopterus*. Hier sind noch *alle vier Hypoglossusstränge* vorhanden (Fig. 165). Die zwei ersten, ganz im Niveau des Vagus liegend, gelangen zu dessen Ganglion, die zwei hinteren brechen durch besondere Oeffnungen am Schädel hindurch. Jenseits desselben aber kommen alle vier wieder zur Vereinigung und auch

1) Im Vagusgebiet sind unzweifelhaft Myotome ausgefallen, welche auch ontogenetisch nicht mehr auftreten.

der I. Spinalis liefert noch eine Anastomose. So liegen also in den Kopfnerven des Protopterus, der allein unter allen Vertebraten auch noch zeitlebens dorsale Hypoglossuswurzeln besitzt, noch primitivere Verhältnisse vor, als bei Selachiern.

Was den elften Hirnnerven, den Accessorius Willisii anbelangt, so steht derselbe in nahen Beziehungen zum motorischen Theil des Vagus, tritt aber erst von den Reptilien an deutlich in die Erscheinung. Seine spinale Natur liegt klar vor Augen.

Bevor ich nun zur Besprechung der einzelnen Gehirnnerven übergehe, muss ich eines interessanten, von VAN WIJHE, BEARD und FRORIEP gemachten Fundes gedenken.

Es handelt sich nämlich bei den Embryonen höherer und niederer Wirbelthiere um eine Verschmelzung der Ganglienanlagen des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus mit dem Epithel der äusseren Haut. Letzteres wuchert und verdickt sich an der betreffenden Stelle, d. h. am dorsalen Rand der in den Bereich jener Nerven fallenden Kiemenspalten. Immer schärfer von der Nachbarschaft sich abgrenzend, macht nun das Gebilde den Eindruck, als wollte es zur Anlage eines Hautsinnesorganes („branchial sense organ") kommen. Zugleich aber rückt die ganglöse Zellmasse mit der damit verbundenen epithelialen immer tiefer ins mesodermale Gewebe hinein.

Bezüglich der Consequenzen, die BEARD aus jenen „branchialen Sinnesorganen" zieht, verweise ich auf mein Lehrbuch der vergl. Anatomie und erwähne hier nur noch den **Ramus lateralis N. vagi.** Auch bei der Anlage dieses vom Kopf bis zum Schwanzende (vergl. die Sinnesorgane) sich erstreckenden Nerven der Fische und wasserbewohnenden Amphibien — und ebenso verhalten sich alle zu den Hautsinnesorganen in Beziehung stehende Nerven der Anamnia, mögen sie im Bereich des Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus oder Vagus liegen — handelt es sich um eine so innige Verschmelzung des Nerven mit dem im Bereich der Linea lateralis sich verdickenden Hornblatte, dass man an jenen Stellen, wo beide eng aneinander liegen, nicht sicher entscheiden kann, ob an der Uebergangsstelle die Zellenkerne zum Nerven oder zu dem betreffenden Hautsinnesorgane gehören. Diese Befunde sind wichtig wegen der oben erwähnten Controverse, die bis dato noch bezüglich der Frage nach der Entstehung der peripheren und in specie der sensiblen Nerven besteht.

Nervus olfactorius.

Der Riechnerv besteht überall aus einem Complex von Fasern, und zwar aus blassen, welche aus dem Lobus, beziehungsweise Bulbus olfactorius entspringen. In seinem Bereich wird nie ein Somit getroffen.

Was den schon früher erwähnten **Lobus olfactorius** betrifft, so stellt er einen Appendix des secundären Vorderhirns dar, in welchen sich das Ventrikelsystem fortsetzt. Er bleibt zuweilen mit der Hemisphärenmasse in breitester Verbindung, oder aber er rückt mehr oder weniger weit davon ab und führt so zur Bildung des sogenannten **Tractus olfactorius**, der an seinem Ende eine kolbige Anschwellung

trägt (**Bulbus olfactorius**), welche ebenfalls noch unter den Gesichtspunkt eines Hirntheiles fällt.

Aus dem Bulbus entspringt dann in diesem Falle erst der eigentliche Riechnerv mit einer grösseren oder geringeren Zahl von „**Filamenta olfactoria**".

Hinsichtlich der Form und Grösse des Lobus und Bulbus olfactorius, sowie auch in der Länge und Stärke des Tractus olfactorius existiren zahlreiche Variationen. Dieses gilt auch für die Faserzahl, beziehungsweise für die Gesammtstärke des Nerven selbst. Auch die Zahl seiner Wurzeln schwankt beträchtlich. Während z. B. die verschiedenen, anfangs wohl von einander getrennten Nervenstränge der Teleostier und Säuger in der Regel sich bald enger aneinanderlegen, um zu einem Stamme zu verschmelzen, kommen sie bei manchen Amphibien, wie z. B. bei Pipa dorsigera, erst kurz vor ihrem Eintritt in die Riechkapsel zur Vereinigung, ein Verhalten, das wir bei Gymnophionen (Epicrium glutinosum) insofern noch weiter ausgebildet finden, als hier das schwächere dorsale und das ungleich stärkere ventrale Paar vollständig getrennt bleibt und durch besondere, weit von einander entfernte Oeffnungen das Ethmoid durchbohrt (Wiedersheim).

Bei allen Amphibien, ausser Menopoma, ferner bei sämmtlichen Reptilien und Vögeln, endlich auch noch bei Monotremen, existirt keine Lamina cribrosa, sondern der Riechnerv tritt mit seinem ganzen Stamme, also ungetheilt, in die Nasenhöhle. Von den Marsupialiern an aufwärts findet sich dagegen stets eine solche und die aus dem Bulbus olfactorius entspringenden Fasern treten oft in mehreren Parallel-Reihen neben einander aus.

Nervus opticus.

Wie früher schon erwähnt, geht der Sehnerv aus dem Stiel jener Ausstülpung des primären Vorderhirns hervor, die man mit dem Namen der primitiven Augenblase bezeichnet. Er stellt also einen Hirntheil dar und zeigt insofern verwandtschaftliche Beziehungen zum Lobus olfactorius.

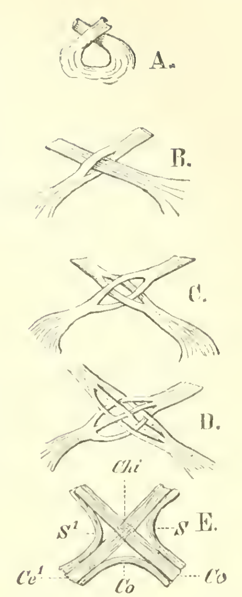
Auf seine Entwicklung, die von derjenigen der Netzhaut nicht zu trennen ist, wird bei der Anatomie des Sehorgans näher eingetreten werden.

Im Allgemeinen steht der Sehnerv in geradem Verhältniss zur Grösse der Augen. Ueber seine Lagebeziehungen zum Gehirn habe ich früher schon Mittheilung gemacht, und ich verweise deshalb auf die Schilderung des Zwischenhirns.

In den meisten Fällen kann man am Sehnerv drei, mehr oder weniger scharf differenzirte Abschnitte unterscheiden, die man als **Tractus, Chiasma** und **Nervus** zu bezeichnen pflegt.

Ein Chiasma, d. h. eine, wenn auch nicht überall vollkommene, Durchkreuzung der beiden Sehnerven ist wohl stets vorhanden, wenn sie auch nicht überall an der Hirnbasis frei zu Tage liegt, sondern, zuweilen, wie z. B. bei Myxinoiden, Dipnoi und zum Theil auch bei Petromyzonten, in die Hirnsubstanz tief eingesenkt ist und so ihre ursprüngliche centrale Lage bewahrt.

Während es sich bei den meisten Teleostiern nur um eine einfache Uebereinanderlagerung der beiden Sehnerven handelt (Fig. 162 A),



tritt bei einigen (Harengus, Engraulis) der eine Opticus durch einen Schlitz des andern hindurch und dieses Verhältniss sehen wir bei Reptilien immer weiter gedeihen, bis schliesslich eine sehr complicirte, gegenseitige Durchflechtung zu Stande kommt (Fig. 162 **B**—**D**). Am feinsten und zartesten erscheint dieses korbartige Geflecht bei Säugethieren, wo es schliesslich nur noch durch Schnittserien analysirbar wird.

Augenmuskelnerven.

Die Augenmuskelnerven, d. h. der Oculomotorius, Trochlearis und Abducens, versorgen die den Bulbus oculi bewegenden Muskeln, wie ich dies in der oben aufgestellten Liste über die metamerische Vertheilung der Kopfnerven näher präcisirt habe (vgl. p. 177).

Fig. 162. Chiasma nervorum opticorum. Halbschematisch.

A Von der grösseren Mehrzahl der Fische. *B* Vom Häring. *C.* Von Lacerta agilis. *D* Von einem Agamen. *E* Von einem höheren Säuger, *Chi* Chiasma der nach innen liegenden Nervenbündel *Ce*, Ce^1, *S*, S^1 Seitenfasern, *Co* Commissur.

Der **N. oculomotorius**, welcher den M. rectus superior, inferior, internus, sowie den M. obliquus inferior versorgt, entspringt am Boden des Mittelhirns. In seinem Bereich entsteht ein unter dem Namen des Ganglion oculomotorii bekannter Nervenknoten, auf den ich beim Trigeminus zurückkommen werde.

Der **Trochlearis** tritt, trotzdem dass sein Kern ventral liegt, dorsalwärts an der hinteren Peripherie des Mittelhirns aus und führt ursprünglich nicht nur motorische, sondern auch sensible Fasern, welch letztere bei Fischen und Amphibien zur Bindehaut des Auges und zum Endocranium laufen. Auch der **Abducens**, der stets weit hinten, am Boden der Medulla oblongata hervortritt, enthält bei den Anamnia wahrscheinlich gemischte Fasern. Bei Anuren verschmilzt er intracraniell mit dem Ganglion Gasseri.

Nervus trigeminus.

Dieser Nerv, welcher vorne, seitlich von der Medulla oblongata, beziehungsweise aus der Brücke entspringt, ist neben dem Vagus der stärkste Gehirnnerv. Seinem Namen entsprechend zerfällt er jederseits in drei Hauptzweige, nämlich einen **R. ophthalmicus** (erster Ast), einen **R. maxillaris** (zweiter Ast) und einen **R. mandibularis** (dritter Ast). Der erstgenannte hat eine getrennte Anlage, während der zweite und dritte Ast ursprünglich nur einen einzigen, dem R. mandibularis entsprechenden Stamm darstellen, aus welchem der Ramus maxillaris im Lauf der Ontogenese erst secundär hervorsprosst. Der Durchbruch durch den Schädel erfolgt entweder nur durch eine einzige, oder durch zwei oder gar durch drei Oeffnungen, wobei sich die einzelnen

Wurzeln entweder in einem einzigen grossen Ganglion (G. Gasseri)[1]) vereinigen oder zwei getrennte Ganglien, je eines für den R. ophthalmicus und den Ramus maxillo-mandibularis aufweisen.

Ausser den genannten drei Trigeminusästen findet sich, und zwar besonders deutlich bei Selachiern, Ganoiden und Dipnoërn, noch ein zweiter in der Augenhöhle liegender Trigeminusast, so dass man, ihrer gegenseitigen Lage am Dach der Orbita entsprechend, einen Ramus ophthalmicus superficialis und profundus[2]) und im Ganzen also vier Trigeminus-Aeste unterscheiden kann. Beide Ophthalmici sind sensibel und stehen zur Orbita (Conjunctiva, Thränendrüse, Bulbus oculi, Lider), Stirn- und Schnauzengegend in Beziehung.

Schon innerhalb der Amphibiengruppe erlischt der R. ophthalmicus profundus als selbständiger Nerv und bleibt von nun an bis zu den Säugern hinauf als Ramus naso-ciliaris enge gebunden an den eigentlichen Ramus I Trigemini (R. ophthalmicus superficialis).

Durch eine Verschmelzuug des distalen Endes vom Ophthalmicus profundus mit der Haut (vergl. die „branchialen Sinnesorgane") entsteht ein Ganglion („G. mesencephali", Beard), welches jedoch nur vorübergehend (in foetaler Zeit) eine selbständige Bildung darstellt. Später (so wenigstens nach Beard bei Selachiern) vereinigt es sich mit dem Gasser'schen Nervenknoten. Es handelt sich also um das Ganglion der dorsalen Wurzel eines Cranialnerven, ganz wie bei den Ganglien des Trigeminus, Glossopharyngeus etc.

Inwieweit das Ganglion ciliare der höheren Thiere dem Gang-

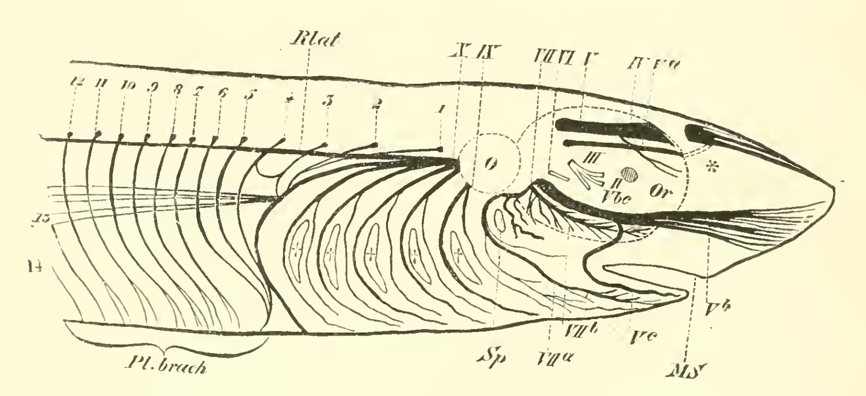


Fig. 163. Kopfnerven und Plexus axillaris von Scyllium canicula. *II* Opticus, *III* Oculomotorius, *IV* Trochlearis, *V* Ramus superficialis, V^a Ramus profundus des I. Trigeminus (beide anastomosiren bei * innerhalb der Nasenhöhle), V^{bc} R. maxillo-mandibularis, V^b R. maxillaris, V^c R. mandibularis, *VI* Abducens, *VII* Facialis, *VIIa* sein Ram. hyoideo-mandibularis, VII^b sein Ram. palatinus, *IX* Glossopharyngeus, *X* Vagus, *Rlat* sein R. lateralis, ††† Kiemenspalten, 1—14 die 14 ersten Spinalnerven, den Plexus brachialis (*Pl.brach*) bildend, *O* Ohrkapsel, *Sp* Spritzloch, *Or* Orbita, *MS* Mundspalte.

---

1) Der Gasser'sche Knoten kann innerhalb oder ausserhalb der Schädelhöhle liegen.

2) Der R. ophthalmicus profundus (vgl. p. 177) entspricht wahrscheinlich der dorsalen Wurzel des Oculomotorius (van Wijhe). Im R. ophthalmicus superficialis hat man eine Portio minor und major zu unterscheiden; erstere gehört zum Trigeminus selber, letztere zum Facialis (Schwalbe).

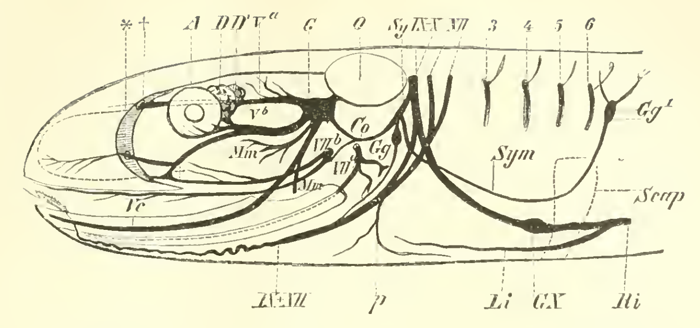


Fig. 164. Kopfnerven von Anguis fragilis. *G* Ganglion Gasseri, von dem die drei Trigeminusäste *Va*, *Vb* und *Vc* ausstrahlen, nach hinten davon liegt eine schlingenartige Commissur des Sympathicus (*Sy* und *Co*), welche den Trigeminus mit der Vagusgruppe (*IX*, *X*) in Verbindung setzt. Von dieser Commissur entspringt ein sympathisches Ganglion (*Gg*), sowie eine Verbindungsschlinge (*Sym*) zu dem sympathischen Ganglion *Gg*1. *VIIa*, *VIIb* der Facialis durch zwei getrennte Oeffnungen durchbrechend, † Verbindung des Ramus palatinus des Facialis mit dem R. maxillaris Trigemini. * † Durchbruch des R. ophthalmicus Trig. in die Nasenhöhle. *Mm*, *Mm* Zweige des R. mandibularis zu den Kaumuskeln. *GX* Ganglion N. vagi, *Li* Laryngeus inferior, *Ri* R. intestinalis N. vagi, *XII* N. hypoglossus (die zwei ersten Spinalnerven, die 3—6 folgenden Spinalnerven, *O* Ohrkapsel, *Scap* Scapula, *A* Auge, *D*, *D*1 Thränendrüse und Harder'sche Drüse.

lion mesencephali der Selachier entspricht, müssen künftige Untersuchungen zeigen.

Was nun den II. Trigeminus betrifft, in dessen Bereich sich das Ganglion rhinicum entwickelt, so ist er ebenfalls rein sensibel, geht aber mit dem **Facialis** Verbindungen ein.

Er verläuft in seinem ersten Abschnitt am Boden der Orbita, versorgt die Glandula lacrimalis und Harderiana, begibt sich dann an den Oberkiefer, bricht als Ramus infraorbitalis hervor, versorgt die dortige Haut und strahlt (zuweilen in gewaltiger Stärke) an die Nase (Rüssel) und die Oberlippe aus.

Der III. Trigeminus ist gemischter Natur; einerseits für die Kaumusculatur bestimmt, erzeugt er andrerseits den starken Gefühlsnerv der Zunge (R. lingualis) und durchsetzt mit einem weiteren Zweig den Unterkiefercanal, versorgt die betreffenden Zähne und bricht mit einem oder mehreren Aesten hervor zur Haut der Unterkiefer- und Unterlippengegend. Er geht durch die Chorda tympani Verbindungen mit dem Facialis ein (Ganglion submaxillare).

Nervus facialis und acusticus.

Der siebente und achte Hirnnerv entstehen aus einer gemeinsamen Anlage, schlagen aber dann, ihrer verschiedenen Aufgabe entsprechend, ganz verschiedene Wege ein.

Was zunächst den Facialis anbelangt, so sind seine nahen Beziehungen zum N. trigeminus bemerkenswerth. Dies gilt namentlich für die Fische, wo z. B. bei Teleostiern Facialis- und Trigeminuswurzeln gleich nach ihrem Austritt am Gehirn eine einzige, präparatorisch untrennbare Fasermasse bilden können, so dass nur das physiologische Experiment zur klaren Differentialdiagnose führt. Auch bei den übrigen Classen der Vertebraten finden sich, theils in der Wurzel-

region, theils mehr an der Peripherie die verschiedenartigsten Verbindungen zwischen den genannten Nerven.

Der Facialis ist ursprünglich ein gemischter Nerv und es lassen sich an ihm ein **R. hyoideo-mandibularis**, **palatinus** und **buccalis** unterscheiden. Dazu kommt noch die Portio major des Ophthalmicus superficialis (vergl. den Trigeminus).

Der erstere, d. h. der Hyoideo-mandibularis, welcher mittelst der sogen. Jacobson'schen Anastomose mit dem Glossopharyngeus in Verbindung steht, verbreitet sich, seinem Namen entsprechend, vorzugsweise im Bereich des I. und II. primitiven Kiemenbogens, also bei Fischen in der Gegend des Spritzloches, welches er von oben her gabelig umgreift (vergl. Fig. 163), und in der den Kiemendeckel und die Branchiostegalmembran beherrschenden Musculatur. Ein letzter Rest dieses Astes versorgt bei höheren Vertebraten den M. stylohyoideus und den hinteren Bauch des Digastricus.

Zur mandibularen Portion gehört auch der bei höheren Vertebraten unter dem Namen der **Chorda tympani** bekannte Facialiszweig. Bei Selachier-Embryonen stellt derselbe, ähnlich wie der für die Oberkiefer-Region bestimmte Ramus buccalis und die zur Orbita in Beziehung stehende Portio major des R. ophthalmicus superficialis, einen Hautsinnesast dar, welcher die in langem Zug an der Aussenseite des Unterkiefers sich hinerstreckenden Hautsinnesorgane versorgt (Stannius, Froriep).

Der Ramus palatinus zieht, wie sein Name besagt, am Dach der Mundhöhle nach vorne und versorgt die Schleimhaut der Mundhöhle. Er kann dabei Verbindungen mit dem R. maxillaris Trigemini eingehen und als sogenannter N. petrosus superficialis major das Ganglion rhinicum durchsetzen. Von hier aus absteigend, gelangt er bei Säugern zur Musculatur des weichen Gaumens.

Bei Säugern hat der Facialis seine sensiblen Elemente eingebüsst und tritt als rein motorischer Nerv bei höheren Typen mit seiner Hauptmasse in den Dienst der mimischen (Gesichts-)Muskeln, sowie des zu den letzteren im engsten Connex stehenden Hautmuskels des Halses, des Platysma myoides.

Der **Acusticus** ist stets ein sehr kräftiger Nerv und zerfällt kurz nach seinem Austritt aus dem Gehirn in einen Ramus cochlearis und vestibularis. Ersterer zieht zur Schnecke, letzterer versorgt den übrigen Theil des Gehörlabyrinthes. Bezüglich genauerer Details verweise ich auf das Capitel über das Gehörorgan.

Vagusgruppe.

Unter diesem Namen kann man die in engen Beziehungen zu einander stehenden drei Nerven **Glossopharyngeus**, **Vagus** und **Accessorius Willisii** zusammenfassen.

Während wir es bis jetzt nur mit Gehirnnerven zu thun hatten, die sich in ihrer Ausbreitung auf den Kopf beschränken, tritt uns hier ein Nerven-Complex entgegen, der auf ein grösseres Körpergebiet übergreift und bei dem uns die Vergleichung mit spinalartigen Elementen

viel näher gelegt und zugleich viel leichter gemacht wird als dort. Es handelt sich nämlich von Seiten des Vagus nicht allein um Versorgung des noch im Bereich des Kopfes gelegenen Pharynx und Kiemenapparates, sondern auch um diejenige des Herzens, sowie des Larynx, beziehungsweise des ganzen Respirations-, sowie eines grossen Theiles des Digestionsapparates der höheren Wirbelthiere. Der für diese Organsysteme bestimmte Theil des Vagus heisst Ramus intestinalis, und dieser schickt auch Zweige zur Schwimmblase.

Im Folgenden werden wir es zunächst nur mit dem IX. und X. Nerven zu schaffen haben, während der XI. als eine jüngere, erst bei Amnioten in die Erscheinung tretende Bildung (vergl. oben) gesondert besprochen werden wird.

Bei Fischen weist der vielwurzelige Ursprung des Vagus beziehungsweise des Glossopharyngeus, welch letzterer immer durch das vorderste Glied der ganzen Gruppe dargestellt wird, darauf hin, dass diese beiden Nerven zusammen einer Mehrheit von Spinalnerven gleich zu erachten sind. Dafür spricht auch ihre im Bereich des Vorderdarmes und des visceralen Bogenapparates erfolgende Ausstrahlung, wobei sich eine gewisse Metamerie nicht verkennen lässt (vergl. Fig. 161, 163).

Bei Petromyzonten besitzt der Vagus (im engeren Sinne) vier dorsale Wurzeln, welche sich zu einem zweilappigen Ganglion verbinden. Aus diesem entspringt wie an jedem Spinalnerv eine dorsale und eine ventrale Wurzel, und nach vorne zu steht dasselbe durch eine Schlinge mit dem Ganglion N. facialis und dann weiterhin (indirect) mit dem Ganglion Gasseri in Verbindung.

Wie sich der Vagus bei Selachiern und Dipnoërn verhält und wie sich hier seine Beziehungen zum Hypoglossus gestalten, wurde oben schon erwähnt (vergl. pag. 178). Seine dorsale Wurzelmasse kann hier aus einer Menge von Fasern (bis zu sieben) bestehen[1].

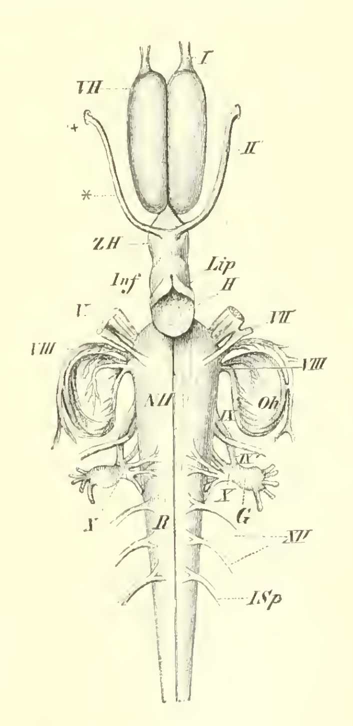


Fig. 165. Gehirn von Protopterus, ventrale Ansicht. *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn mit dem Infundibulum (*Jnf*), welches die Hypophyse (*H*) mit lippigem Saum (*Lip*) umgreift, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark, *Oh* Ohrkapsel. *I* N. olfactorius, *II* Opticus, * sein intracranieller Verlauf, † seine Durchtrittsstelle durch die Schädelwand, *V* Trigeminus mit dem Facialis (*VII*) verbunden, *VIII* die beiden Acustici, *IX* die eine Wurzel des Glossopharyngeus, *IX'* die andere, welche sich mit dem Ganglion (*G*) verbindet, *XII* Hypophyse, *ISp* erster Spinalnerv.

Ein sehr starker, aus einer besonderen Wurzelportion sich constituirender Ast des Vagus, der oft doppelt und sogar dreifach ent-

1) Bei Selachiern, Ganoiden, Dipnoërn, Teleostiern und Ichthyoden verlässt der Glossopharyngeus den Schädel durch ein besonderes Loch, bei allen übrigen Hauptgruppen der Vertebraten existirt eine für die gesammte Vagusgruppe gemeinsame Oeffnung.

wickelt sein kann, läuft als **Ramus lateralis** bei Fischen, Dipnoërn und wasserbewohnenden Amphibien (resp. Amphibienlarven) an der Seite des Körpers nach hinten bis zur Schwanzspitze. Er liegt dabei entweder dicht unter der Haut oder, wie z. B. bei Selachiern und Dipnoërn, tiefer in der Musculatur in der Nähe der Wirbelsäule; er kann auch einen, längs der Rückenkante verlaufenden Zweig abgeben. (Vergl. das Capitel über die Hautsinnesorgane.)

Bei den Amnioten geht dieser Ramus lateralis Vagi bis auf unbedeutende Reste verloren.

Das Verbreitungsgebiet des **Glossopharyngeus**, welcher ebenfalls aus sensiblen und motorischen Fasern besteht, liegt bei Fischen und kiemenathmenden Amphibien vorzugsweise im Bereich des ersten, dasjenige des, ebenfalls gemischte Fasern führenden Vagus im Bereich aller nach hinten davon gelegenen Kiemenbogen resp. in deren Musculatur und Schleimhaut. Wie das Spritzloch vom Facialis dorsalwärts umfasst wird, so umgreifen, wie oben schon erwähnt, ganz in derselben Weise der Glossopharyngeus und die Vagusäste in segmentaler Anordnung je eine Kiemenöffnung mit einem vorderen und hinteren Zweige (Fig. 161, 163).

Mit der Umwandlung seines ursprünglichen Verbreitungsgebietes, d. h. des I. Kiemenbogens, endet der Glossopharyngeus als Geschmacksnerv in der Zunge (R. lingualis) und mit einem zweiten im Pharynx (R. pharyngeus). Diese Verhältnisse bahnen sich bei den Dipnoërn und Amphibien an und werden bei den Säugern zu den herrschenden.

Ein **Accessorius Willisii** tritt erst bei Reptilien deutlich in die Erscheinung und zeigt hier schon ein Verhalten, wie es durch die ganze Reihe der Säuger hindurch als typisch erscheint. Der Nerv entspringt im Bereich des Halsmarkes, d. h. vom Niveau des 4.—5. Cervicalnerven an, als ein langer, immer von Zeit zu Zeit Spinalnerven aufnehmender Collector. Neben dem vordersten Theile des Rückenmarkes und der Medulla oblongata nach vorne laufend, gelangt er endlich in den Schädel, verlässt diesen aber sofort wieder in Gemeinschaft mit dem Vagus. Er versorgt gewisse, zum Schultergürtel in Beziehung stehende Muskeln, wie den Sternocleidomastoideus und den Trapezius. Seine morphologischen Verhältnisse sind nach vielen Beziehungen hin noch sehr dunkel.

Nervus hypoglossus.

Der zwölfte Hirnnerv, welcher stets einer Mehrheit von Nerven entspricht, besitzt sein Verbreitungsgebiet in gewissen am Boden der Mundhöhle liegenden, zwischen Schultergürtel, beziehungsweise Brustbein und Hyoidbogen gelegenen Muskeln, sowie in den eigenen Muskeln der Zunge. Letzteres gilt namentlich für Säuger, wo jene zur vollsten Entwicklung gelangen. Er beschränkt sich aber nicht hierauf, sondern innervirt, wie oben erwähnt, ähnlich wie wir dies schon bei niederen Thiergruppen vorgebildet sahen, durch Schlingenbildungen mit Spinalnerven (Ansa hypoglossi) die axialen Halsmuskeln zwischen Sternum und Zungenbeinkörper, d. h. den Sterno-hyoideus, Sterno-thyreoideus, Thyreo-hyoideus und den Omo-hyoideus.

Bei Dipnoërn sieht man aufs Klarste, wie durch allmälige Assimilation der ersten Cervicalwirbel seitens des Kopfskelets (vergl. dieses) der

Hypoglossus, welcher bei gewissen Telostiern und bei Amphibien durch den I. Cervicalnerv dargestellt wird, in das Cavum cranii einbezogen wird. Zugleich besitzt er hier, wie oben schon erwähnt, noch zwei dorsale Wurzeln, wovon aber nur noch die hintere mit einem Ganglion ausgestattet ist (Iversen). Dass diese dorsalen Wurzeln unsprünglich dem Hypoglossus aller Vertebraten zukamen, beweist die Thatsache, dass sie sich bis zu den Mammalia hinauf ontogenetisch noch nachweisen lassen.

Sympathicus.

Das sympathische Nervensystem, dessen Verbreitungsgebiet, wie schon früher erwähnt, hauptsächlich im Tractus intestinalis (im weitesten Sinne), im Gefässsystem und in den drüsigen Organen des Körpers zu suchen ist, ist ein Abkömmling des spinalen Nervensystems.

Aus jedem Spinalganglion des Embryos sprosst nämlich ein Nerv hervor, welcher sich nach kurzem Lauf, dorsal von den Cardinalvenen, in kleine, unregelmässig gestaltete Haufen von Nervenzellen einsenkt. Aus denselben gehen die sympathischen Ganglien hervor und diese zeigen demgemäss, so gut wie die Spinalganglien, ursprünglich eine segmentale Anordnung. Sie können unter sich durch Längscommissuren verbunden sein, woraus dann ein gegliederter, paariger Strang entsteht, den man als **Grenzstrang des Sympathicus** bezeichnet. Letzterer ist also eine secundäre Erwerbung. Von ihm strahlen unter reichlichen Plexusbildungen die Bahnen aus zu den oben genannten Organsystemen, während andrerseits ab origine eine Verbindung mit dem Centralnervensystem gegeben ist [1]).

Der Sympathicus beschränkt sich in seiner Lage nicht allein auf die Wirbelsäule, sondern er greift auch auf den Schädel über und steht dort mit einer Reihe von Gehirnnerven in ähnlichen Verbindungen, wie dies im Bereich des Rückenmarks mit den Spinalganglien der Fall ist.

Der ursprünglich segmentale Charakter zeigt sich später häufig verwischt, und dies gilt in erster Linie für jene Regionen, wo aus irgend welchen Gründen eine mehr oder weniger starke Modification der ursprünglich metameren Körperanlage stattgefunden hat, d. h. für die Hals-, Rumpf- und Sacralgegend.

Bei Amphioxus ist ein sympathisches Nervensystem nicht nachzuweisen, und auch bei Petromyzonten resp. Ammocoetes erscheint es rudimentär, d. h. es handelt sich dabei um keine Verbindung der Ganglien durch Längsstränge, es kommt zu keinem Grenzstrang. Gleichwohl aber lassen sich zum Tractus intestinalis und zum Gefäss-System ziehende Plexusbildungen wohl constatiren [2]). Ein durchgreifender

1) Ueber die Entstehung der peripheren, in den Eingeweiden liegenden sympathischen Ganglienzellen ist nichts Sicheres bekannt, es scheint aber der Gedanke, dass dieselben selbständig, d. h. in loco, aus mesodermalem Gewebe entstehen, nicht ausgeschlossen werden zu können.

2) Nach A. Dohrn finden sich bei Petromyzonten sympathische Ganglienzellen nur im Bereich jenes Rumpfabschnitts, welcher sich von der Basis des sogen. Penis bis zum Ende der letzten Nierencanäle, d. h. bis zu den Nierenausführungsgängen, erstreckt. Die meisten liegen dicht unter den Afterflossenmuskeln, über den Nierengängen, ferner aussen von der parietalen Wand der Peritonealhöhle, wiederum den Muskeln angelagert. Seltener trifft man sie in den Scheidewänden zwischen den beiden Nierengängen, sowie zwischen Nierengang und Peritonealhöhle, oder auch oberhalb des Darmrohres.

Differenzirungsprocess im primären Spinalganglion tritt erst bei höheren Fischen auf, und zwar phylogenetisch wie ontogenetisch am Kopf anfangend und caudalwärts fortrückend. So besitzen z. B. die Teleostier bereits einen wohl ausgebildeten Kopftheil des Sympathicus, während sich die Kette des Grenzstranges beim Frosch schon über den ganzen Rumpf erstreckt. Bei Dipnoërn ist bis jetzt noch kein Sympathicus nachgewiesen.

Die häufig auftretenden Anomalien, welche sich im mangelhaften Auftreten des sympathischen Grenzstranges äussern, lassen sich auf Grund der oben erwähnten Entwicklung leicht erklären. So kommt es zuweilen nur zu einer unvollkommenen Abschnürung des Intervertebralganglions, oder es unterbleibt dieselbe gänzlich, in welchem Falle dann der sympathische Grenzstrang eine locale Unterbrechung zeigt. Wieder in andern Fällen bleibt das Verbindungsstück zwischen dem spinalen und dem sympathischen Ganglion sehr kurz, oder es zieht sich in einen langen Faden aus.

Bezüglich der feineren Verhältnisse, wie namentlich der Genese der Plexusbildungen des sympathischen Nervensystems, stehen wir noch ganz am Anfang unseres Wissens.

Literatur.

F. Ahlborn. *Unters. über d. Gehirn der Petromyzonten. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX.* 1883.

J. Beard. *The development of the Peripheral Nervous-System in Vertebrates. Part I. Quart. Journ. of Microsc. Science.* 1888.

Derselbe. The System of branchial Sense Organs and their associated Ganglia in Ichthyopsida etc. Ebendaselbst 1885.

J. Bellonci. *Ueber den Ursprung des Nervus opticus und den feineren Bau des Tectum opticum der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV.* 1880.

Derselbe. Ueber die centrale Endigung des Nervus opticus bei den Vertebraten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXXVII. 1888.

A. Dohrn. *Stud. z. Urgesch. d. Wirbelthierkörpers. Mitthl. d. zool. Stat. z. Neapel. III. Bd.* 1881, *IV. Bd.* 1882, *VI. Bd.* 1884.

L. Edinger. *Untersuch. über die vergl. Anatomie des Gehirns. I. Das Vorderhirn. Abhdl. d. Senckenb. naturf. Ges. Bd. XV.* 1888.

P. Flechsig. *Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen; auf Grund entwickl. Untersuchungen. Leipzig* 1876.

G. Fulliquet. *Recherches sur le cerveau du Protopterus annectens. Dissert. Genève* 1886.

N. Goronowitsch. *Das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus. Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbelthierkopfes. Morph. Jahrb. Bd. XIII.*

W. His. *Ueber die Anfänge des peripheren Nervensystems. Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1879.

Derselbe. Zur Geschichte des menschl. Rückenmarks und der Nervenwurzeln. Abhdl. d. math.-phys. Classe der K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XIII. Nr. VI. Leipzig 1886.

Derselbe. Zur Geschichte des Gehirns sowie der centralen und peripherischen Nervenbahnen beim menschl. Embryo. Ebendaselbst Bd. XIV. Nr. VII. Leipzig 1888.

Derselbe. Ueber die embryonale Entwicklung der Nervenbahnen. Anatom. Anz. Jahrg. III. 1888.

A. Key *u.* **G. Retzius.** *Studien in der Anat. d. Nervensystems und des Bindegewebes. I. II.* 1. *Stockholm* 1875, 1876.

J. Krueg (*Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXI u. XXXIII*) *und* **A. Pansch** (*Arch. f. Anthropol. Bd. III, und Morphol. Jahrb. Bd. V*) *handeln über Furchen und Windungen des Säugergehirns.*

Leuret *et* **Gratiolet.** *Anatomie comparée du système nerveux. Paris* 1839—1857.

A. Milnes Marshall. *Vergl. die zahlreichen Arbeiten dieses Autors in Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XVIII. XIX. XXI. XVI.*

P. Mayser. *Vergl.-anatom. Studien über das Gehirn der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI.* 1881.

V. v. Mihalcovics. *Entw.-Gesch. des Gehirns. Nach Untersuch. an höheren Wirbelthieren und dem Menschen. Leipzig* 1877.

V. Miklucho-Maclai *Beitr. z. vergl. Neurologie der Wirbelthiere. Das Gehirn der Selachier. Leipzig* 1870.

H. F. Osborn. *The origin of the Corpus callosum etc. Part I und II. Morphol. Jahrb. Bd. XII.* 1888.

H. Rabl-Rückhard. *Die gegenseit. Verhältnisse der Chorda, Hypophysis etc. bei Haifischembryonen. Morph. Jahrb. VI. Bd.* 1880. (*Vergl. die weiteren Arbeiten dieses Autors in Z. f. wiss. Zool. XXX. Bd., im Arch. f. Anat. und Physiol.* 1882 *und* 1883, *sowie im Biolog. Centralb.* 1883. *Nr.* 1).
M. Sagemehl. *Unters. über die Entwickl. d. Spinalnerven. Inaug.-Diss. Dorpat* 1882.
J. Steiner. *Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. II. Abth. Die Fische. Braunschweig* 1888.
L. Stieda. *Vergl. die über alle Wirbelthier-Classen sich erstreckenden Arbeiten dieses Autors in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVIII, XIX, XXIII und XXV.*
J. Waldschmidt. *Beitr. zur Anatomie des Centralnervensystems und des Geruchsorgans von Polypterus bichir. Anat. Anz. II. Jahrg.* 1887.
R. Wiedersheim. *Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Morph. Studien. Heft I. Jena* 1880.
J. W. van Wijhe. *Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederl. Arch. f. Zool. V. Bd.* 3.
Derselbe. Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhdl. d. K. Acad. der W. zu Amsterdam. 1882.

Ueber die Glandula pinealis resp. über das Pineal-Auge handeln:
F. Ahlborn. *Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XL.*
J. Beard. *Morphol. Studies Nr.* 1. *The Parietal Eye of the Cyclostome Fishes. Quart. Journ. of Microsc. Science. July* 1888.
J. Cattie. *Arch. de Biologie. Vol. III.* 1882.
E. Ehlers. *Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX.*
H. de Graaf. (*Proefschrift.*) *Leiden* 1886.
W. Baldwin Spencer. *Quart. Journ. of Micr. Sc. New Series. Nr. CVI. Vol. XXVII. Part II.* 1886.
H. Strahl *u.* **E. Martin.** *Arch. f. Anat. und Physiol.* 1888.
R. Wiedersheim. *Anat. Anz.* 1886.
In übersichtlicher Weise findet man das wissenschaftl. Material über das Pinealauge zusammengestellt in den Schriften von Ch. Julin, A. Peytoureau, Béraneck und Francotte.

III. Sinnesorgane.

Die specifischen Endapparate der Sinnesorgane nehmen, wie das Nervensystem im Allgemeinen, ihren Ursprung aus dem äusseren Keimblatt, dem **„Sinnesblatt"**. Stets wird es sich also um die letzte Endigung der Sinnesnerven in Zellen von epithelialer Herkunft handeln, während mesodermale Elemente (z. B. als Hüllmassen) erst secundär hinzutreten.

Die einzelnen Sinnesorgane, wie z. B. das Seh-, Geruchs-, Geschmacks- und Gehörorgan, sind, wie dies später weiter auszuführen sein wird, als secundäre Differenzirungen eines diffusen Sinnes aufzufassen. Darauf weisen nicht nur viele Wirbellose hin, sondern auch zahlreiche genetische Thatsachen bei Fischen, Dipnoërn und Amphibien, sowie endlich das niederste Wirbelthier, der Amphioxus.

Von den Cyclostomen an ist die Differenzirung bereits angebahnt und wir sehen von nun an die mit dem Seh-, Riech-, Schmeck- und Höract betrauten Sinnesorgane durch die ganze Wirbelthier-Reihe hindurch strenge an den Kopf gebunden. Hier erscheinen sie in bestimmte Buchten und Höhlungen des Schädels („Sinneskapseln") einbezogen und stehen dadurch in einem gewissen Gegensatz zu der zweiten grossen Gruppe von Sinnesorganen, die das Tast- und Temperaturgefühl, sowie andere Sinneseindrücke vermitteln. Diese letzteren lassen z. gr. Th. eine über die ganze Körperoberfläche sich erstreckende, also eine diffuse Verbreitung erkennen, und

zweitens bleiben sie z. gr. Th. im Niveau ihres locus nascendi, d. h. der Haut, zeitlebens verharren.

Bei den höheren Sinnesorganen hat man stets zweierlei Zellen zu unterscheiden, die jedoch genetisch unter einen und denselben Gesichtspunkt fallen. Zunächst handelt es sich um die eigentlichen, durch Nervenbahnen mit dem Centralapparat verbundenen stäbchenförmigen **Sinneszellen,** und dann um **Stützzellen,** welch letztere zugleich als Füll- und Isolirungsmaterial dienen.

Das die Endorgane der höheren Sinnesapparate umgebende Medium muss stets ein feuchtes sein, und da letzteres auch bei dem Hautsinn der Fische, der Dipnoër und wasserbewohnenden Amphibien in Betracht kommt, so werden wir auch hier, bis zu einem gewissen Grade wenigstens, dieselben oder doch ähnliche nervöse Endapparate erwarten dürfen.

Diese Erwartung wird denn bestätigt, insofern wir auch hier stäbchenförmigen Sinneszellen begegnen, ohne dass jedoch der in letztere eintretende Nerv, wie dies bei den höheren Sinnesorganen stets der Fall ist, eine Ganglienzelle durchsetzt. Es handelt sich also in diesem Fall um einen niedrigeren Differenzirungsgrad.

Wird das Wasserleben aufgegeben, steigen also die Thiere ans Land, so trocknen in der umgebenden Luft die obersten Epidermislagen aus und die nervösen Endorgane rücken unter gleichzeitiger Formänderung in die Tiefe.

Die stäbchenförmige Endzelle ist damit aus der äusseren Haut ein für allemal verschwunden und es handelt sich nur noch um zweierlei Arten der Nervenendigung, nämlich um terminale Ganglienzellen und um freie Endigungen.

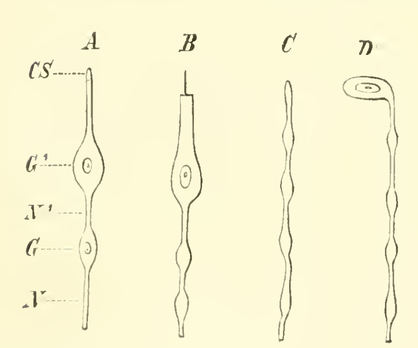


Fig. 166. *A* Letzte Endigung aller höheren Sinnesnerven, *N*¹ erster-, *N* zweiter Abschnitt der Nervenendfaser, *G* zwischen beiden eingeschaltete Ganglienzelle, *G*¹ epitheliale Endzelle, *CS* cuticularer Aufsatz derselben. ***B*** Stäbchenförmige Endzelle eines Hautsinnesorganes bei Fischen, Dipnoërn und wasserbewohnenden Amphibien resp. Geschmackszelle. ***C*** freie-, ***D*** gangliöse Nervenendigung der Hautsinnesorgane terrestrischer Wirbelthiere. Alle Figuren schematisch, mit Zugrundelegung einer Abbildung von Merkel.

Hautsinn.

1) Stäbchenförmige Organe bei Fischen, Dipnoërn und Amphibien.

a) Nervenhügel.

Fische und Amphibien.

Schon in der Haut des Amphioxus macht sich ein Differenzirungsprocess in dem epithelialen Belag der äusseren Haut, zumal in der Gegend des Kopfes, bemerklich. Zwischen den gewöhnlichen Cylinder-

zellen treten da und dort birn- oder auch stäbchenförmige Zellen auf, deren basales Ende mit einem Nerven verbunden ist und deren freies Ende ein ins Wasser hinausragendes Haar trägt. Ihre Lagerung am Körper ist keine regelmässige, bemerkenswerth ist aber, dass sie an gewissen Stellen, wie z. B. an den die Mundöffnung umgebenden Cirrhen, zu Gruppen zusammentreten, so dass sie hier schon den Anfang von Nervenendorganen darstellen.

Wenn auch von einem directen Anschluss jener Organe an die Hautsinnesapparate der übrigen Fische nicht wohl die Rede sein kann, so ist doch immer die Thatsache bemerkenswerth, dass auch die letzteren — und dasselbe gilt für die Amphibien — ontogenetisch stets mit der Bildung einer einzigen Sinneszelle einsetzen, aus deren Theilung dann die folgenden Sinneszellen hervorgehen.

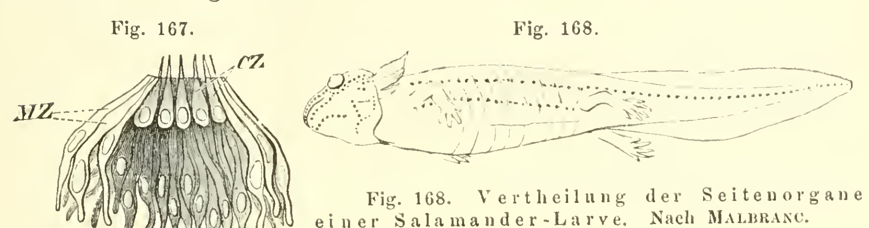


Fig. 168. Vertheilung der Seitenorgane einer Salamander-Larve. Nach MALBRANC.

Fig. 167. Freistehender Nervenhügel, durchschnitten. Die cuticulare Röhre und die umgebenden Epidermiszellen sind weggelassen. *CZ* Centrale (Sinnes-) Zellen, *MZ*, *MZ*[1] Mantelzellen.

Stets handelt es sich dabei um centrale, in meilerartiger Anordnung liegende, sowie um periphere, mantelartig darum gruppirte Zellen. Erstere stehen mit Nervenfasern im Zusammenhang, tragen an ihrem freien Ende ein starres, cuticulares Haar und sind als die eigentlichen Sinneszellen aufzufassen (Fig. 167 *CZ*). Die andern (*MZ*, *MZ*[1]) fungiren nur als Stützmaterial (Fig. 170 *a, b, c*).

Falls diese Organe frei auf der äusseren Haut sitzen — und dies ist in embryonaler Zeit immer der Fall —, so kann sich auf ihrer Kuppe eine zarte, aus dem Secret der Stützzellen gebildete Röhre erheben, in welche die Endborsten der Sinneszellen eintauchen und die sich an ihrem freien Ende gegen das umgebende Wasser hinaus öffnet.

Während nun diese Organe bei Dipnoërn und wasserbewohnenden Amphibien — und dahin gehören ausser den Ichthyoden und Derotremen die Larven sämmtlicher Amphibien — ihre periphere, freie Lage im Niveau der äusseren Haut zeitlebens beibehalten[1]), können sie bei Fischen (z. Th. gilt dies auch für Dipnoër) in postembryonaler Zeit in Rinnen oder auch in vollständige Canäle eingeschlossen werden, die entweder nur von der Epidermis oder, was viel häufiger der Fall ist, von den

1) Im Moment, wo die Amphibien das Wasserleben aufgeben (Larvenmetamorphose), sinken die betr. Sinnesorgane in die tieferen Lagen der Haut herab, werden dadurch, dass die Epidermis über ihnen zusammenwächst, von der Aussenwelt abgeschlossen und gehen eine Rückbildung ein. Nach andern Autoren würden sie durch eine Röhre mit der freien Hautfläche in Verbindung, d. h. geöffnet bleiben.

Schuppen und den Kopfknochen gebildet werden und sich von Stelle zu Stelle nach aussen öffnen. Dadurch erhalten sie eine geschützte Lage und die obgenannte hyaline Röhre geräth in Wegfall.

Die Vertheilung dieser Sinnesapparate, für welche ein das ganze Leben dauernder Regenerationsprocess zu constatiren ist, erstreckt sich über den gesammten Körper; doch lassen sich im Allgemeinen gewisse, mit grosser Constanz auftretende Hauptzüge unterscheiden. Dies gilt z. B. für den reichlich damit ausgestatteten Kopf, wo der Verlauf in der Regel so erfolgt, wie dies in der Figur 169 dargestellt ist; von hier aus setzen sich die Organe in metamerer Anordnung[1]), und stets durch nervöse Längscommissuren unter einander verbunden, in einer oder, wie z. B. bei Proteus und allen Amphibienlarven, in mehreren „Seitenlinien" längs den Flanken des Körpers nach hinten fort bis zur Schwanzflosse (Fig. 168)[2]). Diesem Umstand verdanken sie den von manchen Autoren gebrauchten Namen der **„Seitenorgane"**; sie werden vom Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus und dem Vagus mittelst seines bei den Gehirnnerven schon erwähnten Ramus lateralis versorgt.

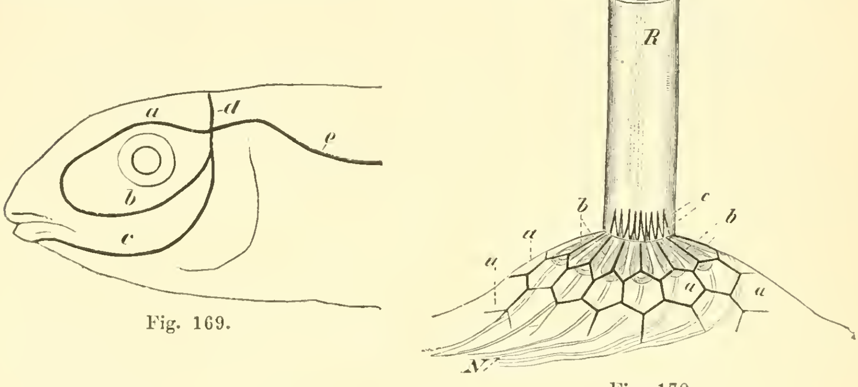


Fig. 169. Fig. 170.

Fig 169. Vertheilung des Seitencanalsystems bei Fischen. Schema. *a* Supra-, *b* infraorbitaler, *c* mandibularer, *d* occipitaler, *e* lateraler, seitlich am Rumpf verlaufender Zug.

Fig. 170. Nervenhügel eines Urodelen, halbschematisch. *a*, *a* Zellen der Epidermis, durch welche die Neuro-Epithelien *b*, *b* durchschimmern, *c* deren Endborsten (die peripheren Mantelzellen sind nicht abgebildet), *R* die hyaline Röhre, *N* der zutretende Nerv.

Bei Rochen und Ganoiden kommen freistehende Nervenhügel nicht vor und auch bei Selachiern spielen sie nur eine untergeordnete Rolle; bei allen diesen Fischen sind die betreffenden Sinnesorgane mehr oder weniger tief in die Haut, d. h. in Canäle oder Halbcanäle eingesenkt, welche aus Wucherungen der Epidermis gegen das Corium hinein entstehen und ausserordentlich reiche Verzweigungen zeigen.

---

1) Obwohl bei Neunaugen ein wohl entwickelter (bei Ammocoetes mit dorsalen und ventralen Spinalnerven in Verbindung stehender) Nervus lateralis Vagi vorhanden ist, so ist hier doch das System der Seitenlinie noch ganz regellos, indem die betreffenden Sinnesorgane wie zersprengt aussehen und durchaus keine streng segmentale Anordnung zeigen.

2) Bei Dipnoërn finden sich jene Sinnesapparate, abgesehen von der eigentlichen Seitenlinie, auch noch im ventralen und dorsalen Bereich der Rumpfhaut, jedoch handelt es sich hier um keine regelmässige Anordnung derselben (W. N. Parker).

Dazu kommen aber noch besondere Modificationen der Nervenhügel, die man bei Ganoiden als **Nervensäckchen** und bei Selachiern als **Ampullen** bezeichnet. Beide sind auf den Kopf beschränkt und sitzen am reichlichsten an der Schnauze. Sie bestehen aus einer Einstülpung der Epidermis, auf deren Grund die Neuroepithelien liegen. Während die Organe der Ganoiden die einfache Sackform beibehalten, stellen die Ampullen kleine Röhrchen dar, welche sich an ihrem Grund unter Bildung einer oder mehrerer Ausbuchtungen („Ampullen") erweitern. Letztere können von sehr verschiedener Form, länglich, oval oder traubenartig gelappt sein. Sie werden durch das von der Wand her radienartig einspringende Bindegewebe von einander abgekammert und sind von einer gallertigen Masse erfüllt. Die Nerven-Endorgane beschränken sich auf die Ampullen und setzen sich auf das röhrenförmige Ansatzstück nicht fort.

Eine besonders interessante Modification der Nervenhügel ist neuerdings bei den eben zum Ausschlüpfen reifen Embryonen eines Schleichenlurchs (Epicrium glutinosum) bekannt geworden. Es handelt sich um flaschenartige, in der Kopfhaut zerstreute Gebilde, an denen man ein nach aussen offenes Halsstück und eine erweiterte Basis unterscheiden kann (vergl. Fig. 171). Letztere zeigt, wie die eigentlichen Nervenhügel, im Innern ein Sinnesepithel, welches von grossen Mantelzellen umschlossen wird. Die langen Endborsten der Sinneszellen halten einen im Hohlraum des Organs liegenden keulenförmigen Körper (Fig. 171, *HK*) derart in der Schwebe, dass derselbe die Wand berührt. Er erinnert an einen Otolithen und ist aus dem Secret der Mantelzellen hervorgegangen zu denken. Der ganze Apparat erinnert ganz und gar an ein Gehörorgan und die Entdecker desselben, P. und F. SARASIN, schlagen dafür den Namen Hautgehörorgan oder Nebenohr vor.

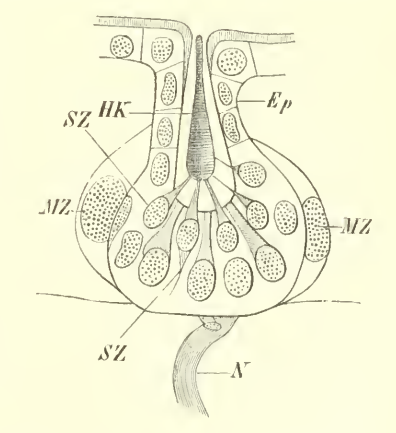


Fig. 171. Ein Nebenohr aus der Haut von Epicrium glut. Nach P. und F. SARASIN. *N* Nerv, *SZ* Sinneszellen, *MZ* Mantelzellen, *Ep* Zellen der Epidermis, *HK* Hörkeulchen.

Ueber andere, stiftchenartige Endapparate, wie sie in der Epidermis der verschiedensten Amphibien in grosser Menge nachgewiesen worden sind, lässt sich vorderhand noch kein bestimmtes Urtheil abgeben.

Was nun die Function der Nervenhügel anbelangt, so lässt sich mit voller Sicherheit darüber nichts behaupten. Jedenfalls sind sie uralte Sinnesorgane, denn man hat ihre Spuren bereits bei den Selachiern des Jura, ja sogar schon bei den devonischen Cephalaspidae und Pteraspidae nachgewiesen, und ich betrachte auch die sogenannte „Brille" von Archegosaurus als hierhergehörig. Sicherlich spielten und spielen heute noch jene Organe bei der Perception der im umgebenden Wasser vor sich gehenden Erschütterungen (Wellenbewegungen) eine grosse Rolle, wovon sich Jeder über-

zeugen kann, der, vom Fisch selbst ungesehen, irgend einen Gegenstand in dessen Umgebung ins Wasser wirft. Stets wird der Fisch blitzschnell durch eine Bewegung darauf reagiren und dem Ausgangspunkt der Bewegung zuschwimmen. Er controlirt damit alle in seiner Umgebung sich abspielenden Vorgänge, und es ist sehr wahrscheinlich, dass es sich dabei in vielen Fällen um die Auslösung einer Schall-Empfindung handeln wird. Der Gedanke an ein primitives Gehörorgan liegt also nicht allzu ferne.

b) Endknospen.

Die Nervenhügel durchlaufen in ihrer Entwicklung ein Stadium, welches gänzlich mit den Nervenknospen übereinstimmt, und man wird nicht fehlgehen, wenn man letztere als phyletisch ältere Organe, welche einer geringeren Differenzirung unterliegen, betrachtet.

Im Gegensatz zu den Nervenhügeln, welche das Bestreben zeigen, sich nach der Tiefe zurückzuziehen, ragen die Endknospen meist kuppenartig über das Niveau der Epidermis hervor. Sie besitzen geringere Formverschiedenheiten als jene, zeigen aber sonst im Bau viel Uebereinstimmendes, d. h. man kann auch hier die centrale Zone der Neuroepithelien und aussen den Manteltheil unterscheiden. Während aber die borstentragenden, centralen Neuro-Epithelien dort eine kurze Birn- oder Keulenform besitzen, zeigen sie hier eine den Mantelzellen vollkommen gleiche Länge, d. h. sie erstrecken sich durch das ganze Organ hindurch.

Fische. Bei Petromyzonten und den meisten Selachiern noch auf einer primitiven Entwicklungsstufe stehend, spielen die Endknospen in voller Ausbildung bei Ganoiden und Teleostiern die Hauptrolle und sind in regelloser Anordnung über den ganzen Körper verbreitet. Am zahlreichsten finden sie sich an den Flossen, den Lippen, Lippenfalten, Barteln und in der Mundhöhle bis in den Schlund-Anfang hinunter.

Dies ist sehr bemerkenswerth; denn von den **Dipnoërn**[1]) und **Amphibien** an, durch alle höheren Thierklassen hindurch, beschränken sich die Endknospen auf die Mundhöhle und kommen ausserhalb derselben nicht mehr vor. Sie sitzen bei Dipnoërn, Amphibien und deren Larven auf Papillen der Mucosa, an den Rändern des Ober- und Unterkiefers, am Gaumen, in der Umgebung des Vomers und auf dem Gipfel der Papillae fungiformes der Zunge.

Bei **Reptilien** ist ihre Verbreitung schon eine etwas beschränktere, und dies leitet zu den **Säugethieren** hinüber [2]), wo sie sich am zahlreichsten auf der Zunge finden. Man begegnet ihnen übrigens auch noch am weichen Gaumen und im Rachen, weit hinab, bis in den Kehlkopfeingang hinein.

Auf der Zunge zeigen sie sich an die formell sehr verschiedenen Papillae vallatae, fungiformes, sowie an die seitlich am hinteren Zungenrand sitzende Papilla foliata gebunden und fungiren,

---

1) Bei den Dipnoërn finden sie sich vielleicht auch noch in der Haut.

2) Bei der Ringelnatter und den Vögeln sind bis jetzt keine Endknospen nachgewiesen.

mehr in die Tiefe sich zurückziehend, als **Geschmacksorgane**. Bezüglich ihrer feineren Structurverhältnisse verweise ich auf die treffliche Arbeit von F. HERMANN.

c) Tastzellen und Tastkörperchen.
(Terminale Ganglienzellen.)

Hier ist jede directe Communication mit der Oberfläche der Epidermis auszuschliessen und es handelt sich um keine Stützzellen mehr.

Zum erstenmal begegnen wir zu Gruppen („Flecken") vereinigten **„Tastzellen"** bei **ungeschwänzten Amphibien** [1]), wo sie, z. Th. auf kleinen Wärzchen stehend, über die Haut des ganzen Körpers verbreitet sind (Fig. 172 *a*, *a*). Bei **Reptilien** liegen sie vorzugsweise im Bereich des Kopfes, an den Lippen, der Wangengegend und an der Schnauze, doch sind sie auch, wie z. B. bei Blindschleichen, über den ganzen Körper verbreitet. Bei Schlangen und ebenso bei Vögeln [2]) sind die Tastzellen auf die Mundhöhle (Zunge) und den Schnabel (Wachshaut) beschränkt, bei beiden aber treten sie schon viel enger zusammen und bilden förmliche Pakete, d. h. **„Tastkörperchen"**. Dieselben sind von einer kernführenden, bindegewebigen Hülle umgeben und diese schickt Scheidewände ins Innere, wodurch die einzelnen Tastzellen von einander theilweise abgekammert werden. Eine Modification der Tastkörperchen sind die ebenfalls im Vogelschnabel vorkommenden Grandry'schen Körperchen.

Bei **Säugethieren** liegen die Tastzellen entweder isolirt, wie

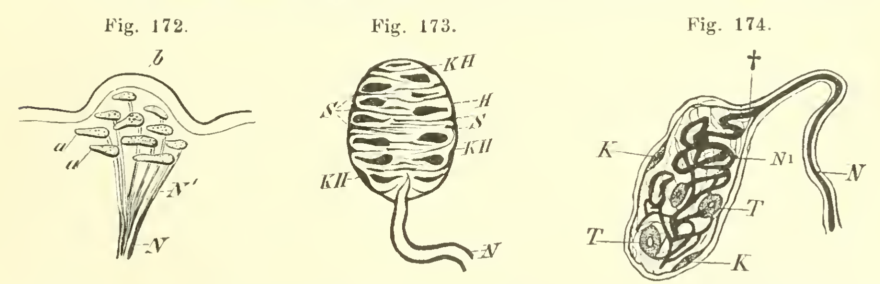


Fig. 172. Ein Tastfleck aus der Haut des Frosches, mit Zugrundelegung einer Figur MERKEL's. *N* Zutretender Nerv, der bei N^1 und † seine Markscheide verliert. *a*, *a* Neuro-Epithelien, *b* Epidermis.

Fig. 173. Tastkörperchen aus der Vogelzunge. *N* Zutretender Nerv, *H* äussere Hülle mit Kernen (*KH*), *S*, *S* Septa.

Fig. 174. Ein Tastkörperchen (Endkolben) aus der Conjunctiva eines Säugethiers. *N* Der austretende Nerv, welcher bei † sein Neurilemm an die Hülle des Tastkörperchens abgiebt, *K*, *K* Kerne in der Hülle, N^1 der sich aufknäuelnde und zu den Tastzellen *T*, *T* tretende Nerv (Axencylinder).

---

1) Ob sich, wie dies neuerdings von J. BROCK behauptet wird, auch schon bei Fischen, wie z. B. bei dem Lophobranchier Gasterotokeus, schon tastkörperchen- und kolbenförmige Organe vom Bau derjenigen höherer Vertebraten finden, lässt sich vorderhand nicht mit Sicherheit entscheiden, da die zutretenden Nerven bis jetzt noch nicht gesehen wurden.

2) Besonders reichlich ist die Zunge des Buntspechtes mit Pacini'schen Körperchen besetzt, so dass die Orientirungsfähigkeit der Zunge dieses Thieres einen sehr hohen Grad erreichen muss. Es ist dies die nervenreichste oder wenigstens an Sinnesorganen reichste Vogelzunge, denn es ist zwischen den Nervenendapparaten fast gar keine Zwischensubstanz vorhanden (LUDWIG FERDINAND, Prinz von Bayern).

z. B. an unbehaarten Körpertheilen, oder es handelt sich um ovale, aus einer mehrschichtigen, kernführenden Hülle gebildete Körperchen, in die ein Nerv eintritt, um sich darin knäuelartig aufzuwickeln und in einer oder mehreren terminalen Ganglienzellen zu endigen (Fig. 174).

Die Tastkörperchen der Säuger sind am einfachsten an der Glans penis et clitoridis gebaut. Ob sie an behaarten Stellen vorkommen, ist zweifelhaft; sicher ist aber, dass die Haare und namentlich die Tastborsten durch reichliche Versorgung mit Nerven zu vorzüglichen Tastorganen sich gestalten.

Am zahlreichsten und zugleich am schönsten entwickelt finden sich die Tastkörperchen an der Volar- und Plantarfläche der Hände und Füsse, an der Cornea und an der Nase (Rüssel).

Zu ganz ausserordentlicher Entwicklung gelangen sie nach den Befunden Th. Eimer's an der Maulwurfschnauze, die dadurch zu einem, mit mehr als 5000 Papillen und circa 150000 Nerven-Endfäden ausgestatteten, überaus feinen Sinnesapparat wird, welcher dem Thier auf seinen unterirdischen Wegen als einziger Führer dient. — Diese Thatsache, dass gewisse Sinnesorgane in Anpassung an die äusseren Verhältnisse vicarirend für andere eintreten können, ist von hohem Interesse und findet auch in der Reihe der Wirbellosen, bei Vertretern der Höhlen- und Tiefsee-Fauna, zahlreiche Belege. Ich werde bei der Schilderung des Geruchsorgans der ebenfalls ein nächtliches Leben führenden Gymnophionen noch einmal darauf zurückkommen.

d. Kolbenkörperchen.
(Vater-Pacini'sche Körperchen.)

Bei Fischen und Amphibien kennt man keine Kolbenkörperchen, dagegen sind sie bei Lacertiliern, Scinken und Ophidiern nachgewiesen. Bei diesen Thieren, wo sie vorzugsweise im Bereich der Lippen und in der Umgebung der Zähne, jedoch auch am übrigen Körper sitzen (Lacerta), sind sie von langgestreckter, darm- oder wurstartiger Form und noch von sehr einfacher Structur. Im Innern jedes Kolbenkörperchens der Säugethiere liegt eine fadenartige, an ihrem letzten Ende anschwellende Fortsetzung des Axencylinders (Fig. 175 *A*). Derselbe scheint noch von einer feinkörnigen Protoplasmaschicht, welche auf der Figur in grauem Ton angedeutet ist, umgeben zu sein. Auswärts davon liegt eine Doppelsäule von Zellen, wovon jede halbmondförmig derart um den Protoplasmamantel herumgebogen ist, dass sie mit ihrem Gegenstück in Be-

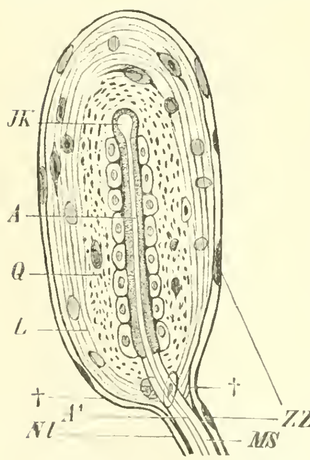


Fig. 175. Ein Kolbenkörperchen aus dem Schnabel der Ente, z. Th. nach Carrière.

A, *A*[1] Axencylinder, *MS* Markscheide der Nerven, *Nl* äussere Nervenscheide mit Zellen *ZZ*, welche bei †† in das äussere, längsgeschichtete Lamellensystem *L* des Aussenkolbens übergeht, *Q* quere oder circuläre Schicht des Aussenkolbens, *IK* Innenkolben, von grau gehaltener Protoplasmahülle umgeben.

rührung tritt. Dadurch entsteht eine hohle Zellensäule, welche den Axencylinder-Fortsatz sammt seiner Protoplasmahülle allseitig umschliesst.

Nach aussen von den Zellensäulen, die man als Innenkolben bezeichnet, unterscheidet man eine aus zahlreichen, kernführenden Lamellen bestehende Hülle von zwiebelartiger Schichtung (Aussenkolben). Sie zerfällt in eine äussere aus längsgerichteten Blättern sich aufbauende, und in eine circulär geschichtete Lage, ohne dass jedoch eine scharfe Abgrenzung zwischen beiden existiren würde.

Die Kolbenkörperchen finden sich nicht nur überall in der Haut, sondern auch in den verschiedensten Organen der grossen Körperhöhlen zahlreich verbreitet. Man hat sie z. B. im Mesenterium, Mesocolon, im Pankreas und in der Porta hepatis der Katze nachgewiesen, ferner in den Mesenterialdrüsen, der Glandula submaxillaris, in der Haut des Katzenschwanzes und im Ligt. interosseum des Unterschenkels verschiedener Thiere.

Keine Stelle der Vogelhaut entbehrt dieser Organe vollständig, besonders schön sind sie aber am Schnabel, an den Contourfedern, an der Brust, sowie an den Schwanz- und Schwungfedern entwickelt; doch finden sie sich auch in der Vogelzunge, in den Gelenken und zwischen den Muskeln der Vögel, sowie in der Conjunctiva der verschiedensten Säuger und Vögel, in den Fascien und Sehnen, im Vas deferens, Corpus cavernosum penis et urethrae, im Periost, im Pericard und in der Pleura (Rauber), in der Glans penis et clitoridis, in der Flughaut der Fledermäuse etc. etc.

Die Grösse der Körperchen schwankt bei einem und demselben Individuum ausserordentlich, stets aber liegen dieselben im Gegensatz zu den Tastzellen, Tastflecken und Tastkörperchen in den tieferen Lagen der Lederhaut, dem Panniculus adiposus resp. dem interstitiellen Bindegewebe im Innern des Körpers; sie umgeben sich mit um so mehr Kapselhüllen, je weiter sie in die Tiefe rücken.

Bei allen Tastzellen, Tastkörperchen und Kolbenkörperchen handelt es sich um Organe des Tast- und Druckgefühls, oder allgemeiner formulirt: um Vermittler der Hautgefühle.

Auf eine endgiltige Eruirung der die Temperaturempfindungen vermittelnden Nervenendigungen muss man wohl verzichten, es ist jedoch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass dabei sowohl die Tastzellen, als die in der Epidermis mit knöpfchenartiger Anschwellung frei endigenden Nervenfasern in Betracht kommen mögen.

Literatur.

J. Carrière. *Kurze Mittheilungen zur Kenntniss der Herbst'schen und Grandry'schen Körperchen in dem Schnabel der Ente. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI.* 1882.

Th. Eimer. *Die Schnauze des Maulwurfs als Tastwerkzeug. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII.* 1871.

F. Hermann. *Studien über den feineren Bau des Geschmacksorganes. Sitz.-Ber. d. K. Bayer. Acad. Math.-physik. Cl.* 1888.

F. Leydig. *Ueber die Schleimcanäle der Knochenfische. Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1850.
Derselbe. Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Nova acta Acad. Caes. Leopold. Carol. Germ. nat. curios. 34. *Bd.* 1868. *Vergl. auch die zahlreichen anderen Schriften dieses Autors im Arch. f. mikr. Anatomie, Arch. f. Anatomie und Physiologie, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Arch. f. Naturgeschichte etc.*
M. Malbranc. *Sinnesorgane der Seitenlinie bei Amphibien. Z. f. wiss. Zool. XXVI. Bd.* 1875.
Fr. Merkel. *Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock* 1880.
P. *u.* F. Sarasin. (*Vergl. das bei den Monographieen aufgeführte Werk.*)
F. E. Schultze. *Ueber die becherförm. Organe der Fische. Z. f. wiss. Zool. XII. Bd.* 1863.
Derselbe. Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. VI. Bd. 1870.
G. Schwalbe. *Lehrb. der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen* 1883.
B. Solger. *Seitenorgane der Fische. Arch. f. mikr. Anat. XVII. und XVIII. Bd.*

Geruchsorgan.

In seiner einfachsten Form stellt das Geruchsorgan eine paarige, oberhalb der Mundspalte gelegene, grubige Einsenkung des Integumentes dar. Aus der Tiefe tritt ein Nerv an den Grund dieser Grube, macht eine gangliöse Anschwellung und strahlt in die betreffenden Sinneszellen (**Riechzellen**) aus. Letztere trifft man bei vielen Fischen, wie auch noch bei manchen Amphibien und Reptilien (Chelonier z. B.) in einer Art und Weise angeordnet, welche ganz an die Structur der Nervenhügel erinnert. Wenn man nun auch versucht sein könnte, in diesen, durch epitheliales Zwischengewebe von einander getrennten „Geruchsknospen" ein primitives, auf die Stammesgeschichte des Geruchsorganes hinweisendes Verhalten zu erblicken, so ist dabei doch wohl im Auge zu behalten, dass sich jene Anordnung der Neuroepithelien ontogenetisch erst ganz spät bemerklich macht, ja dass sie hie und da erst bei vollkommen erwachsenen Thieren in die Erscheinung tritt. Aus diesem Grund kann man hierbei von keinem alten Erbstück von primitiven Knospenformen her sprechen, sondern muss die Aehnlichkeit durch convergente Anpassung erklären. Hier wie dort ist ja das umgebende Medium das Wasser, und so kann es nicht befremden, wenn beiderseits ähnliche Einrichtungen angestrebt werden.

Ich kann nicht umhin, bei dieser Gelegenheit auf gewisse Funde J. W. van Wijhe's aufmerksam zu machen. Derselbe hat an Rochen-Embryonen auf das Ueberzeugendste nachgewiesen, dass das Riechorgan sowohl wie der Riechnerv aus dem vorderen Neuroporus entstehen. Es handelt sich dabei also um jene Stelle, wo der zum Gehirn sich entfaltende vordere Abschnitt des Neuralrohres am längsten offen und mit der freien Ektodermfläche in directer Verbindung steht[1]). Aus diesem Grunde, d. h. insofern hier ab origine schon eine Durchtrittsstelle für den Wasserstrom gegeben war, hält es van Wijhe für unzulässig, dort, wie dies von anderer Seite (Dohrn, Milnes-Marshall, Beard) geschehen ist, die frühere Existenz einer Kiemenspalte anzunehmen.

Aus dem Mitgetheilten erhellt, dass das Geruchsorgan unter den für ein Sinnesorgan denkbar günstigsten Bedingungen entsteht, allein

1) Zu dieser Zeit ist die Neuralleiste (vergl. die Gehirnnerven) längst geschwunden, folglich kann der Riechnerv auch zu dieser in keiner genetischen Beziehung stehen.

von einem klaren Einblick in seine Urgeschichte sind wir noch weit entfernt. Immerhin aber ist der Gedanke erlaubt, dass primitive Hautsinnesorgane, die sich in der nächsten Umgebung des Neuroporus entwickelt haben können, die aber ontogenetisch nicht mehr zum Ausdruck kommen, dabei eine Rolle gespielt haben.

Was nun die histologische Structur der Riechschleimhaut anbelangt, so hat man dabei, wie oben schon angedeutet wurde, eigentliche, mit Nervenfäden in Verbindung stehende Sinnes- oder Riechzellen und zweitens Isolations- oder Stützzellen zu unterscheiden. Beide Zellarten sind nur verschiedene Differenzirungsproducte eines und desselben ektodermalen Mutterbodens. Von den Amphibien an, wo die Luftathmung beginnt, treten auch noch drüsige Elemente zur Feuchthaltung des Nasenraumes, hinzu.

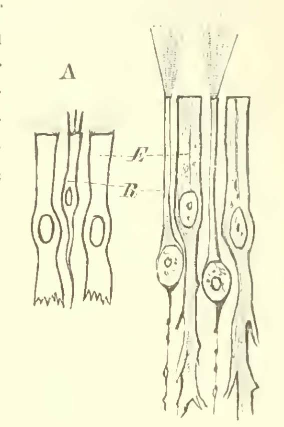


Fig. 176. Epithel der Riechschleimhaut, *A* von Petromyzon Planeri, *B* von Salamandra atra. *R* Riechzellen, *E* Epithelzellen.

Ueber die Natur der bei vielen Thieren am freien Ende der Riechzellen sitzenden Haare ist man noch nicht im Klaren. Möglicherweise handelt es sich nur um das Vorquellen des hyalinen Zell-Inhaltes, bei welcher Annahme man das freie Zell-Ende für offen erklären müsste (Leydig). Diese Unzulänglichkeit unserer bisherigen Kenntnisse hat eine deprimirende Parallele in unserem Wissen von der Physiologie des Geruchsactes, und namentlich in unseren Vorstellungen über das Riechen im Wasser.

Das Geruchsorgan der Fische zeigt eine höchst einfache, blindsackartige Form, allein schon von den Dipnoërn an kommt es zu einer Durchbrechung des Riechsackes gegen die Mundhöhle zu. In Folge dessen kann man hier **vordere (Nares)** und **hintere Nasenlöcher (Choanen)** unterscheiden, und indem so ein Weg geschaffen ist, durch welchen das umgebende Medium frei hindurchströmen kann (bei Dipnoërn findet sich eine interessante Modification, s. später) tritt das Geruchsorgan bei luftathmenden Vertebraten, wo man von einer Pars respiratoria und olfactoria reden kann, in wichtige Beziehungen zum Respirationsapparat[1]).

a) Fische.

Was zunächst den **Amphioxus** anbelangt, so ist die dem Vorderende des centralen Nervensystems dorsalwärts aufsitzende Wimpergrube nicht als Geruchsorgan, sondern als ein Neuroporus zu deuten. Ein Geruchsorgan, beziehungsweise ein N. olfactorius im Sinne der übrigen Vertebraten kommt hier noch nicht zur Entwicklung.

Bei **Petromyzonten** und **Myxinoiden** stellt das Riechorgan einen, dicht vor dem Schädelcavum gelagerten, äusserlich unpaaren Sack dar, welcher durch eine mehr oder weniger lange, kaminartige Röhre

1) Die Pars olfactoria ist aus der in fötaler Zeit eingesunkenen Riechplatte entstanden zu denken.

auf der Dorsalfläche des Vorderkopfes ausmündet (vergl. Fig. 26). Gleichwohl aber weist der innere Bau, sowie der doppelte Olfactorius darauf hin, dass auch das Riechorgan der Cyclostomen aus einer ursprünglich paarigen Anlage hervorgegangen und erst allmählich in Anpassung an die saugende Lebensweise dieser Fische an die Dorsalfläche des Schädels gerückt sein muss [1]).

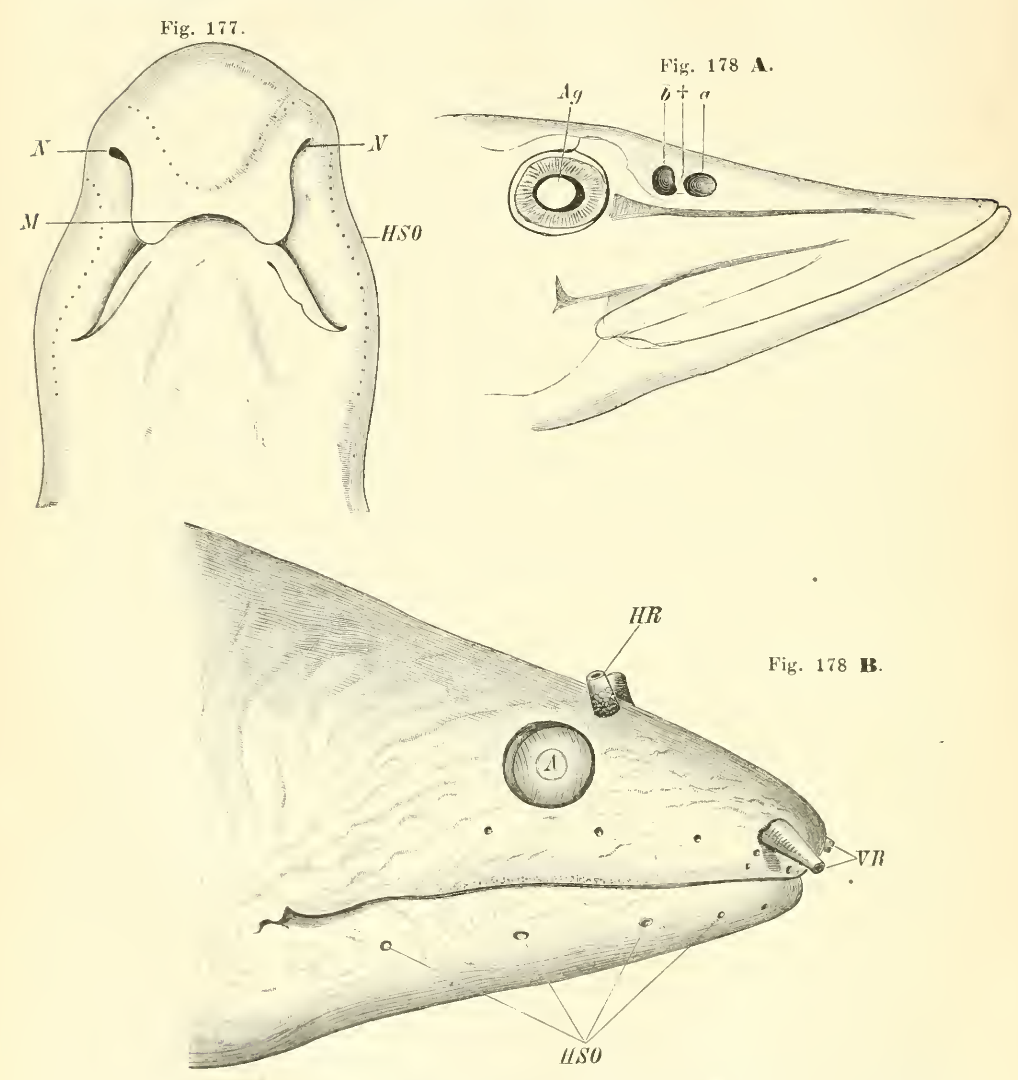


Fig. 177. Ventrale Ansicht des Kopfes von Scyllium canicula. *N*, *N* Aeussere Nasenöffnung, *M* Mundeingang, *HSO* Hautsinnesorgane.

Fig. 178. ***A*** Seitliche Ansicht eines Hechtkopfes. *a* und *b* Vordere und hintere Oeffnung der Geruchsgrube, † Hautfalte, welche *a* und *b* trennt, *Ag* Auge.

B Seitliche Ansicht des Kopfes von Muraena Helena. *VR*, *HR* Vordere und hintere Riechröhre, *A* Auge, *HSO* Hautsinnesorgane.

1) Ob der in die Mundhöhle sich öffnende Nasengaumengang der Myxinoiden mit der Choanenbildung der höheren Vertebraten direct vergleichbar ist, scheint bis jetzt noch nicht sicher ausgemacht.

Bei **Selachiern** nimmt das Geruchsorgan eine den Cyclostomen gegenüber geradezu entgegengesetzte Lage ein, nämlich an der Unterfläche der Schnauze. Es ist von hier an durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch paarig und erhält von Seiten des Kopfskeletes eine mehr oder weniger vollständige, knorpelige oder knöcherne Umhüllung.

Von den **Ganoiden** an treffen wir es stets in denselben Lagebeziehungen zum Schädel, nämlich zwischen Auge und Schnauze, entweder seitlich oder mehr dorsal gelagert. Im Lauf ihrer Entwicklung zerfällt jede äussere Nasenöffnung dieser Fische durch einen auswachsenden Hautlappen in zwei Abtheilungen, eine vordere und eine hintere. Die vordere liegt — und Alles dies gilt auch für **Teleostier** — häufig auf der Spitze einer tentakelartigen, von Flimmerzellen ausgekleideten Röhre und der Abstand zwischen ihr und der hinteren Oeffnung ist ein ausserordentlich wechselnder, je nach der schmäleren oder breiteren Anlage des soeben erwähnten Hautlappens (Fig. 177, 178).

Die Schleimhaut des Riechsackes aller Fische erhebt sich stets zu einem mehr oder weniger complicirten System von Falten, die entweder eine quere, radiäre, rosettenartige oder longitudinale (im Sinne der Schädelaxe) Anordnung besitzen können. Auf ihnen findet die Ausbreitung des Olfactorius statt und alle haben denselben Zweck, nämlich eine Vergrösserung der Riechfläche zu bewirken.

Eine besonders hohe, ja vielleicht die höchste Entwicklung in der ganzen Reihe der Fische erreicht das Geruchsorgan von Polypterus bichir. Hier handelt es sich um eine Art Vorhöhle, von der aus man erst in die eigentliche Riechhöhle gelangt. Letztere stellt keine einfache, sackförmige Einsenkung dar, sondern besteht aus sechs, durch complicirte Septa von einander getrennten und um eine central liegende Spindel radienartig gruppirten Fächern. Der Querschnitt erscheint dem entsprechend wie der einer Pomeranze. Medianwärts liegt noch ein kurzer wurstförmiger Appendix, welcher einen besondern Zweig des wahrhaft monströsen N. olfactorius erhält (WIEDERSHEIM).

Während so bei diesem Knochenganoiden das Geruchsorgan eine verhältnissmässig hohe Entwicklungsstufe erreicht, handelt es sich bei gewissen Teleostiern um Rückbildungsprocesse, welche einen völligen Schwund desselben anbahnen.

Ich habe dabei einige Vertreter der Familie der Plectognathi Gymnodontes im Auge, und zwar speciell gewisse Tetrodon-Arten. Diese besitzen an Stelle der Nasenöffnung lappenartige Bildungen, in welchen der Riechnerv ausstrahlt. Jene können durchbohrt sein (Fig. 179 **B**) oder es handelt sich um ein solides Sockelstück, das in zwei breite Zipfel auseinanderklappt (Fig. 179 **A**), auf deren Binnenfläche die Neuro-Epithelien sitzen. Wieder in andern Fällen ist von einem Hautlappen keine Spur mehr nachzuweisen und der Nerv endigt in einer kleinen pigmentirten Hautstelle (Fig. 179 **C**). Damit scheint das äusserste Mass der Rückbildung erreicht und der Nerv ist zugleich auf ein haarfeines Fädchen reducirt. In allen diesen Fällen unterscheiden sich die Riechepithelien, wie ein Blick auf die Figur 179 **D** beweist, bezüglich ihrer Gruppirung in keiner Weise von den Nervenkugeln, wie wir sie beim Hautsinn kennen gelernt haben. Aus allem erhellt also, dass den Tetrodonten im Lauf ihrer Stammesentwicklung eine eigentliche Riechhöhle verloren

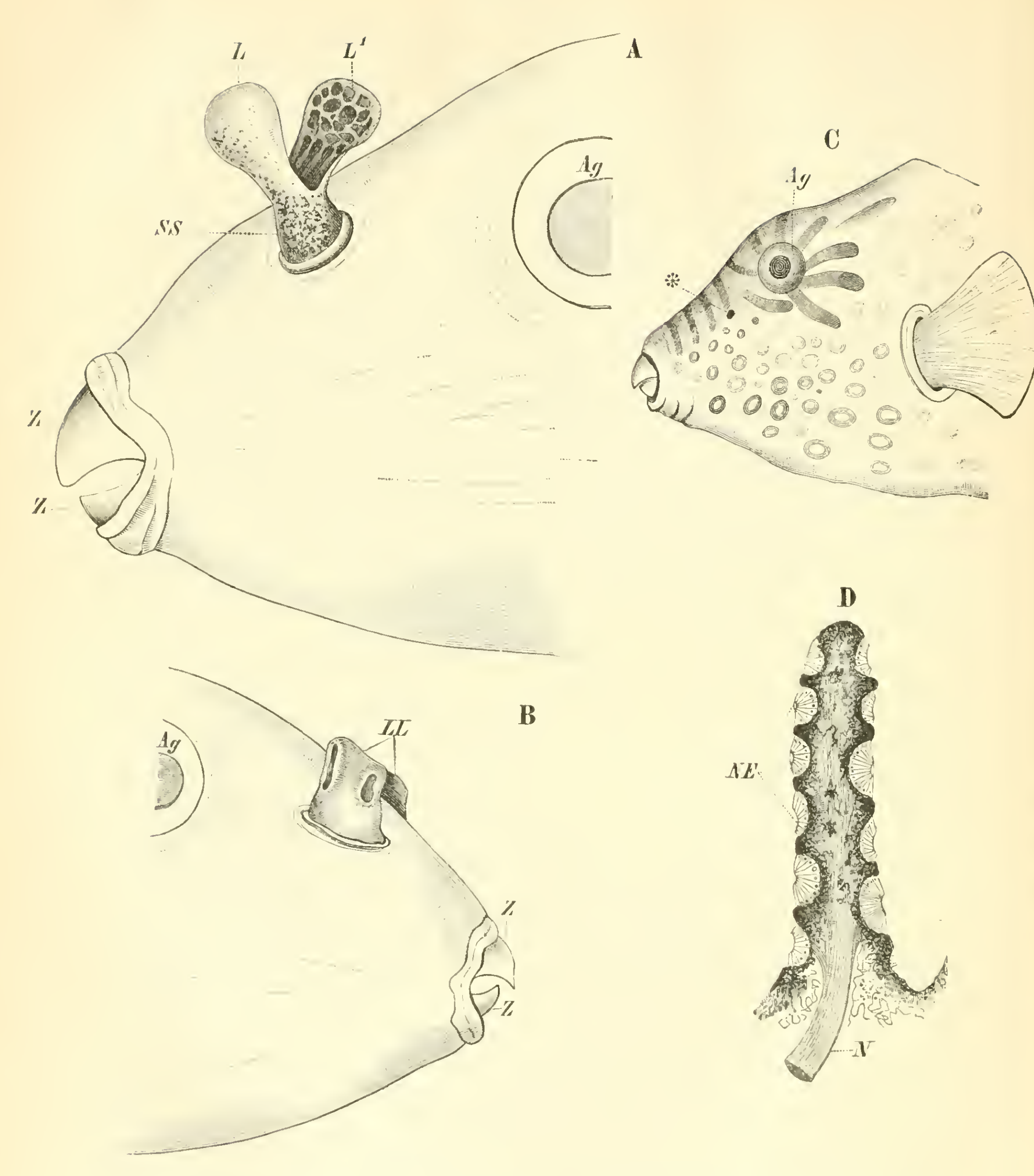


Fig. 179. *A* Kopf von Tetrodon nigropunctatus, *B* Kopf von Tetrodon pardalis, *C* Kopf von Tetrodon papua, *D* Längsschnitt durch den Nasenlappen von Tetrodon immaculatus.

Z,*Z* Zähne, *SS* Sockelstück des Nasenlappens *L*,*L*¹, *LL* Nasenlappen, *Ag* Auge, * Riechfleck von Tetrodon papua, *N* Nerv, *NE* Nervenhügel.

gegangen ist, und zwar auf Grund der excessiven Entwicklung ihrer Kiefermusculatur. Letztere gewann in Anpassung an die aus hartschaligen Mollusken und Korallen bestehende Nahrung immer ausgedehntere Ursprungspunkte am Schädel, rückte immer weiter nach vorne und zugleich dorsalwärts

am Schädel empor und kam so endlich an Stelle der früheren Riechbucht zu liegen (Wiedersheim).

b) Dipnoër.

Hier zum erstenmal begegnet uns ein vom eigentlichen Schädel wohl differenzirtes Nasenskelet. Es besteht bei Protopterus aus einem dicht unter der äusseren Haut liegenden, hyalinknorpeligen Gitterwerk, dessen Seitenpartien medianwärts durch ein starkes, durchaus solides Septum vereinigt werden. Der Boden der Nasensäcke wird zum grössten Theile vom Pterygo-palatinum, sowie von Bindegewebe, und nur zum allerkleinsten Theile aus Knorpelgewebe gebildet. In dorso-ventraler Richtung ist der Binnenraum des Cavum nasale sehr beschränkt, lateralwärts aber (vergl. die Maxillarhöhle der Amphibien) ist er ziemlich ausgedehnt. Im Binnenraum findet sich keine Spur von Muscheln oder von einer Nasendrüse (Fig. 67 *NK*); wohl aber ist ein complicirtes Faltensystem der Richschleimhaut vorhanden.

Jede Nasenhöhle öffnet sich nach rückwärts, gleich hinter der Oberlippe, durch eine doppelte Oeffnung. Die eine liegt unmittelbar am Lippenrand, die andere weiter nach hinten. Erstere entspricht der Apertura nasalis externa der übrigen Vertebraten. Das Geruchsorgan communicirt also bei Dipnoërn, so wenigstens bei Prolopterus, gar nicht mit der Aussenwelt, sondern nur mit der Mundhöhle. Es vermag also ähnlich, wie ein Jakobson'sches Organ, nur Stoffe vom Cavum oris aus zu beriechen (W. N. Parker).

c) Amphibien.

In engem Anschluss an das Geruchsorgan der Dipnoër steht dasjenige der Ichthyoden. Es liegt seitlich am Vorderkopf in Form einer soliden (Siren lacertina) oder netzartig durchbrochenen Knorpelröhre (Menobranchus und Proteus) gleich unter der äusseren Haut, ohne irgend welchen Schutz von Seiten des knöchernen Kopfskeletes zu erfahren.

Der Boden des Nasensackes ist grösstentheils fibrös. Im Innern erhebt sich die Riechschleimhaut, ganz ähnlich wie bei Cyclostomen und Polypterus, in zahlreiche, radiär stehende Falten, ein Verhalten, das uns hier zum letztenmal unter den Wirbelthieren begegnet.

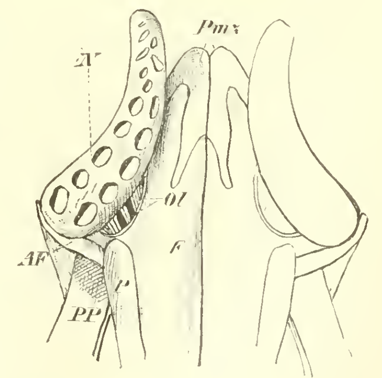


Fig. 180. Riechorgan von Menobranchus lat., von der Dorsalseite. *N* Riechsack, *Ol* Olfactorius, *Pmz* Praemaxillare, *F* Frontale, *P* Fortsatz des Parietale, *PP* Pterygo-palatinum, *AF* Antorbitalfortsatz.

Von jetzt an wird derselbe Zweck, d. h. eine Vergrösserung der Riechfläche, durch Vorsprünge der skeletogenen Schicht, durch sogenannte **Muschelbildungen**, angestrebt.

Bei gewissen Salamandrinen (Spelerpes) nur in ihren ersten schwachen Spuren angedeutet, erreichen diese Bildungen bei Anuren und namentlich bei Gymnophionen eine ausserordentlich starke Ausbildung, so dass hier das Cavum nasale in ein complicirtes System von Höhlen und Spalträumen umgewandelt wird. Stets aber — und

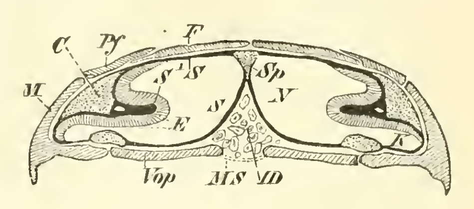


Fig. 181. Querschnitt durch die Riechhöhlen von Plethodon glutinosus. *S*, *S* Riechschleimhaut, *N* Haupthöhle der Nase, *K* Kieferhöhle, *C* hyalinknorpeliger, *S*[1] fibröser Theil der Concha nasalis, welche das Riechepithel *E* weit in die Nasenhöhle vorstülpt, *ID* Intermaxillardrüse durch die Mundschleimhaut (*MS*) vom Cavum oris abgeschlossen, *F* Frontale, *Pf* Praefrontale, *M* Maxilla, *Vop* Vomero-palatinum, *Sp* Septum nasale.

dies gilt auch schon für alle Derotremen und Salamandrinen — kann man eine Haupthöhle und eine Nebenhöhle unterscheiden; letztere könnte auch, weil im Os maxillare gelegen, als Kieferhöhle bezeichnet werden. Sie schnürt sich bei gewissen Gymnophionen von der Haupthöhle sogar ganz ab und erhält einen besonderen Zweig des Olfactorius, so dass man hier also jederseits zwei getrennte Nasenhöhlen mit je zwei Riechnerven (vergl. die Gehirnnerven) zu unterscheiden hat. Ich komme später darauf zurück.

Ein weiterer, neuer Erwerb sind die unter der Riechschleimhaut gelegenen diffusen und auch zu grösseren, einheitlichen Organen vereinigten **Drüsen**. Sie münden entweder direct in die Nasenhöhle und bewirken hier mit ihrem Secret eine für die Sinnesepithelien unentbehrliche, bei Fischen und Dipnoërn noch vom äusseren Medium, resp. von den Becherzellen der Mundschleimhaut (Protopterus) geleistete Anfeuchtung der Mucosa, oder sie entleeren ihr Secret in den Rachen, beziehungsweise in die Choanen.

Letztere liegen stets ziemlich weit vorne am Gaumen und werden dort grösstentheils vom Vomer und wohl auch vom Palatinum umrahmt.

Endlich wäre noch des Thränennasenganges zu gedenken, welcher, vom vorderen Winkel der Orbita ausgehend, die laterale Nasenwand durchsetzt und also von der Oberkieferseite her in das Cavum nasale ausmündet. Er leitet die Thränenflüssigkeit aus dem Conjunctivalsack des Auges in die Nasenhöhle und entsteht bei allen Vertebraten, von den Salamandrinen an, als eine von der Epidermis sich abschnürende und in die Cutis einwachsende Epithelleiste, welche sich erst secundär höhlt.

Hinsichtlich dieser seiner Entstehung von der äusseren Haut her liegt der Gedanke nicht allzu ferne, dass er sich ursprünglich aus „Schleimkanälen" (vergl. die Fische) entwickelt hat. Darauf weist auch noch sein Verhalten bei Anurenlarven hin, wo er erst ganz allmählich in den Bereich des freien Lidrandes gezogen wird (Born).

d) Reptilien.

Das bei Fischen seitlich, bei den Amphibien dagegen gerade vor dem Gehirn liegende Geruchsorgan zeigt

von den Reptilien an das Bestreben, sich mehr und mehr nach hinten auszuziehen und sich so, gleichen Schritt haltend, mit dem Vorwachsen des Gesichtsschädels und mit der Gaumenbildung (siehe Kopfskelet) mehr oder weniger unter das Gehirn hinunterzuschieben.

Das complicirteste Riechorgan unter allen Reptilien besitzen die Crocodilier, einfacher gebaut ist dasjenige mancher Chelonier, der Saurier, Scinke und Ophidier. Die drei letzteren können, da sie hierin keine principiellen Abweichungen erkennen lassen, zusammen betrachtet werden und sollen ihrer einfachen Verhältnisse wegen zuerst zur Sprache kommen.

Die Nasenhöhle zerfällt bei Scinken und Sauriern in zwei Abtheilungen, eine äussere und eine innere. Erstere, welche aus dem Zugang zur Nasenhöhle der Amphibien herausentwickelt gedacht werden muss, kann man als Vorhöhle, die innere dagegen als eigentliche Nasenhöhle oder als Riechhöhle bezeichnen (Fig. 182 *AN*, *IN*) (Leydig); nur letztere ist mit Sinneszellen ausgestattet, erstere dagegen mit gewöhnlichem, epidermoidalem Plattenepithel belegt und gänzlich drüsenlos.

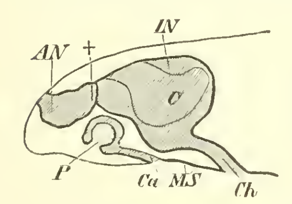


Fig. 182. Schematische Darstellung des Geruchsorganes einer Eidechse, Sagittalschnitt. *AN*, *IN* Aeussere und innere Nasenhöhle, † röhrenartige Verbindung zwischen beiden, *Ch* Choane, *P* Papille des Jakobson'schen Organes, *Ca* dessen Communication mit der Mundhöhle, *MS* Mundschleimhaut.

Von der Aussenwand der innern Nasenhöhle springt eine grosse, medianwärts leicht umgerollte Muschel weit ins Lumen herein und diese ist auch bei Ophidiern, welchen eine eigentliche Vorhöhle abgeht, gut entwickelt und als von den Amphibien her vererbt zu betrachten.

In ihrem Innern liegt eine grosse Drüse, welche auf der Grenze von Höhle und Vorhöhle ausmündet. Unter der Muschel mündet der Thränennasengang, doch kann dieser auch am Dache der Rachenhöhle (Ascalaboten) oder in die Choane ausmünden (Ophidier).

Bei den Schildkröten begegnet man einem ebenso complicirten als wechselnden Verhalten der Nasenkapsel. So zerfällt sie z. B. bei den Seeschildkröten jederseits in zwei übereinander liegende Gänge, die aber des durchbrochenen Septums wegen unter sich in Verbindung stehen. Im Gegensatz zu dem verhältnissmässig drüsenarmen Riechorgan der Saurier und Ophidier ist dasjenige der Chelonier durch einen ungewöhnlichen Drüsenreichthum ausgezeichnet.

Bei den Crocodiliern tritt die oben erwähnte Verschiebung der Riechhöhle nach abwärts und rückwärts am schärfsten hervor und zugleich zerfällt dieselbe in ihrem hinteren Bezirk ebenfalls in zwei über einander liegende Räume, wovon der obere die eigentliche, von Sinnesepithelien ausgekleidete Riechhöhle, der untere dagegen nur eine Pars respiratoria darstellt. Mit der Nasenhöhle stehen gewisse Nebenräume in Verbindung, welche aber nur die Bedeutung von Lufträumen haben. Eine grosse, in der Höhle des Ober-

kiefers liegende Drüse mündet, ähnlich wie bei Sauriern und Ophidiern, in die Nasenhöhle.

Wie bei den übrigen Reptilien, so findet sich auch bei den Crocodiliern nur eine einzige ächte Muschel, lateralwärts davon liegt aber noch eine zweite Prominenz, die man als Pseudoconcha bezeichnet [vergl. das Geruchsorgan der Vögel (GEGENBAUR)].

e) Vögel.

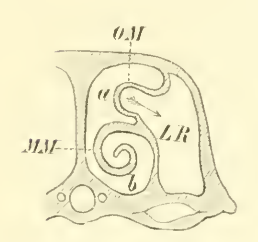


Fig. 183 Querschnitt durch die rechte Nasenhöhle des kleinen Würgers. *OM*, *MM* Obere und mittlere Muschel, *a* oberer-, *b* unterer Nasengang, *LR* Luftraum, der sich in die obere Muschel fortsetzt und diese vorbaucht.

Wie den Sauriern, so kommt auch allen Vögeln eine tiefer liegende, von Pflasterepithel ausgekleidete Vorhöhle und eine eigentliche, höher gelagerte Riechhöhle zu. Auch die Vögel besitzen nur eine einzige, ächte Muschel, insofern man darunter eine freie, selbständige, durch Skeletmasse gestützte Einragung ins Cavum nasale versteht. Im Gegensatz dazu stellen die zwei übrigen Prominenzen, wovon die eine mit der ächten Concha in der eigentlichen Riechhöhle, die andere aber in der Vorhöhle liegt, gerade so wie die Pseudoconcha der Crocodilier, eine Vorbauchung der ganzen Nasenwand dar (GEGENBAUR).

Die wirkliche Muschel, welche meist aus Knorpel, seltener aus Knochen besteht, unterliegt bezüglich ihrer Form zahlreichen Schwankungen. Entweder stellt sie nur einen mässigen Vorsprung dar oder rollt sie sich mehr oder weniger (bis zu drei Umgängen) auf. Unten und vorne von ihr mündet der Thränennasengang aus. Ueber die Möglichkeit ihrer Parallelisirung mit der Muschel der Urodelen und Reptilien kann kein Zweifel existiren.

Die sogen. äussere Nasendrüse der Vögel liegt nicht im Bereich des Oberkiefers, sondern auf den Stirn- oder Nasenbeinen.

f) Säuger.

Durch viel bedeutendere Entfaltung des Gesichtsschädels gewinnt hier das Cavum nasale an Tiefe und Höhe und dadurch ist der Ausbreitung des sogen. Siebbeinlabyrinths, einer neuen Errungenschaft den niederen Vertebraten gegenüber, ein viel freierer Spielraum gegeben. Einerseits zwischen den beiden Augenhöhlen, andrerseits zwischen der Basis cranii und dem Dache der Mundhöhle, dem Palatum durum, gelegen, erzeugt das Siebbein eine Menge zelliger, wabiger, von Schleimhaut ausgekleideter Räume („Labyrinth"), so dass gegen das Cavum nasale herein die mannigfachsten knorpelig-knöchernen Ausbuchtungen und Vorsprünge entstehen.

Die daraus resultirenden **„Riechwülste"** finden sich in sehr wechselnder Zahl, einreihig (Ornithorhynchus, Cetaceen, Pinnipedier, Primaten) oder in mehreren Reihen (die übrigen Mammalia). Im letzteren Fall wird es sich, bei gleichzeitiger stattlicher

Entwicklung des Lobus olfactorius, um ein gesteigertes Geruchsvermögen handeln, während man im ersteren mit einer Verringerung der Zahl der Riechwülste, d. h. mit Rückbildungsprocessen, zu rechnen hat.

Der Grund davon liegt in Anpassungserscheinungen, wofür die Walthiere, bei denen das Riechorgan rückgebildet und in ein Spritzorgan umgewandelt ist, die schlagendsten Beispiele liefern. Die Reduction der Riechwülste ist hier offenbar auf die Anpassung an das Wasserleben zurückzuführen, denn das bei lungenathmenden Thieren auf die Luft angewiesene Geruchsorgan konnte aus den im Wasser suspendirten Geruchsstoffen (Witterung der Beute) offenbar keinen Nutzen ziehen.

Bei den Primaten, wie z. B. beim Menschen, ist die Atrophie Folge einer ganz anderen Ursache; sie beruht darauf, dass das Geruchsvermögen in diesem Fall für die Existenz der Art nur eine untergeordnete Rolle spielt. Was hier ausfällt, wird durch die Intelligenz corrigirt. Der Geruchsapparat hat, wie Broca richtig bemerkt, hier nur noch den Werth eines bescheidenen Vasallen des Gehirns und erreicht nicht mehr den Werth der anderen höheren Sinnesorgane. — Die Bedingungen, welche die Wichtigkeit des Riechorgans in der Wirbelthierreihe vermindern, sind sehr verschiedene.

Es wird sich nun darum handeln, das ursprüngliche Verhalten bezüglich der Grundzahl der Riechwülste festzustellen. Darüber haben die Untersuchungen von Zuckerkandl folgenden befriedigenden Aufschluss gebracht. Die ursprüngliche Zahl der Riechwülste ist eine verhältnissmässig geringe, und wo es sich in der Säugethier-Reihe um eine Vermehrung oder um formelle Complicationen derselben handelt, hat man es mit secundären Erwerbungen im Sinne einer Vervollkommnung zu thun.

Die meisten Säugethier-Ordnungen, wie z. B. die grössere Zahl der Carnivoren, Nager, Insectivoren, Halbaffen und Marsupialier besitzen fünf Riechwülste, die Ungulaten in der Regel mehr als fünf, nämlich bis zu acht; sechs bis neun Riechwülste finden sich bei den Edentaten, einer bis drei bei den Primaten.

Die obigen Betrachtungen beziehen sich auf die eigentliche Regio olfactoria, resp. auf das Siebbein-Labyrinth mit seinen „Riechwülsten“. Ich habe dabei absichtlich den Ausdruck Muschelbildung vermieden und dafür den von Schwalbe eingeführten Namen „Riechwulst“ gebraucht, um dabei von vorneherein jede Parallele mit der „Muschel“ niederer Vertebraten auszuschliessen. Nun aber erhebt sich die Frage nach dem Verbleib der letzteren in der Reihe der Mammalia. Auch auf diese hat sie sich in Form des Nasoturbinale fortvererbt, aber sie besitzt hinfort kein Riechepithel mehr, sondern hat offenbar einen Functionswechsel eingegangen. Was zunächst ihre Gestalt betrifft, so ist sie bei gut riechenden Thieren in der Regel eine gefaltete, oder mehr oder weniger verästelte, d. h. sie weist complicirtere Formverhältnisse auf, als im gegentheiligen Fall, wo es sich um eine einfache oder doppelt gewundene Muschel handelt. Letztere ist als die ursprünglichste zu betrachten, aus der sich die übrigen Formen erst secundär entwickelt haben.

Die Grössenentwicklung der Muschel verhält sich stets proportional zu der Entfaltung der in ihren Bereich fallenden Trigeminus-Ausbreitung, obgleich sich letztere nicht allein auf die Muschel beschränkt. Es wird somit die Nasenschleimhaut ausser Geruchs- und einfacher Tastempfindung auch noch Empfindungen anderer Qualität (Temperatur-, Feuchtigkeitsgrad der Luft) vermitteln. Abgesehen aber von der Bedeutung der Muschel als Spür- und Witterungsorgan hat dieselbe bei starker Verästelung auch noch sicherlich die Bedeutung eines Luftfilters, eines Erwärmungs- und Durchfeuchtungsapparates. Warum derselbe aber Thieren, welche in gleichen Verhältnissen leben, dann wiederum nicht zukommt, lässt sich allerdings schwer einsehen.

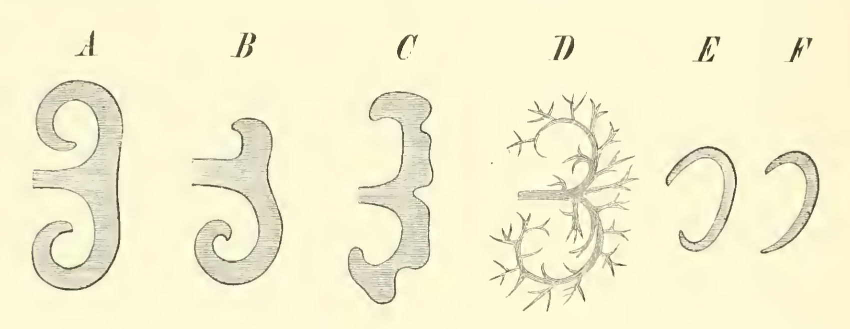


Fig. 184. Verschiedene Formen des Nasoturbinale der Säugethiere. *A* doppelt gewundene Muschel, *B* Uebergang zur einfach gewundenen *E F*, *C* Uebergang der doppelt gewundenen zur dendritischen Nasenmuschel *D*. (Fortschreitende Oberflächenvergrösserung.) (Nach Zuckerkandl).

Stets liegt das Nasoturbinale in der unteren, durch die Choanen in den Rachen mündenden Partie der Nasenhöhle, d. h. in der sogenannten Pars respiratoria, während die Riechwülste mit der Labyrinthpartie mehr nach oben und hinten in die Pars olfactoria gerückt erscheinen.

Die Nasenhöhle der Säugethiere steht häufig mit Nebenhöhlen, d. h. mit der Stirn-, Kiefer- und Keilbeinhöhle, in offener Verbindung. Auch in diesen Nebenhöhlen, welche sich alle von dem ursprünglich knorpeligen Ethmoidal-Gerüst aus entwickeln, können sich bei gut ausgebildetem Riechvermögen ebenfalls noch Riechwülste entwickeln, wie dies z. B. für die Keilbeinhöhle gilt. Erwägt man noch weiter, dass bei Amphibien und Reptilien stets auch noch die Kieferhöhle von Riechschleimhaut ausgekleidet ist, so wird die ursprüngliche Bedeutung dieser Nebenhöhlen als wichtiger Beigaben zum Riechorgan ersichtlich. Die Verringerung des Riechvermögens führt dann entweder zu einem theilweisen oder völligen Schwund derselben, oder aber sie bestehen, von gewöhnlicher Schleimhaut bekleidet, als lufthohle Räume fort. Im letzteren Fall betheiligen sie sich also nicht mehr am Riechact, sondern fallen unter einen andern Gesichtspunct, wie ich dies bei der Besprechung der pneumatischen Knochen (vergl. das Respirations-System der Vögel) näher ausführen werde.

Was die **Nasendrüsen** der Säugethiere betrifft, so zerfallen sie in zwei grosse Abtheilungen: 1) in die kleinen, überall zerstreuten Bowman'schen Drüsen, an welchen man einen doppelten Epithel-

charakter (seröse und mucöse Zellen) unterscheiden kann, und 2) in einen grösseren, in der Reihe der Säugethiere sehr verbreiteten Drüsenapparat, der schon im 17. Jahrhundert von N. STENO (Stenson) entdeckt, später aber wieder in Vergessenheit gerathen war. Neuerdings wurde er von C. KANGRO unter dem Namen der STENOschen Nasendrüse wieder beschrieben. Diese Drüse, welche schon in sehr früher embryonaler Zeit auftritt, liegt seitwärts im Cavum nasale und kann sich, beim Vorhandensein einer Highmors-Höhle, in letztere hineinziehen.

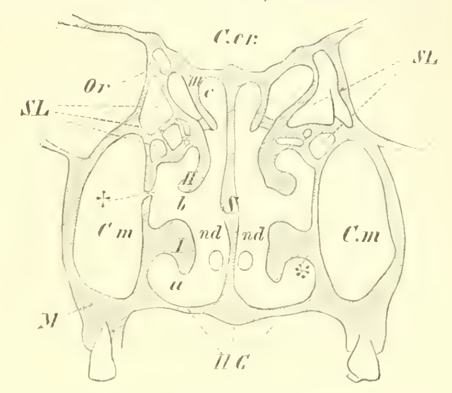


Fig. 185. Frontalschnitt durch die menschliche Nasenhöhle. *I*, *II*, *III* Untere, mittlere und obere Muschel, *a*, *b*, *c* unterer, mittlerer und oberer Nasengang, *S* Septum nasale, *nd*, *nd* Rudiment der septalen Nasendrüse, * Ausmündungsstelle des Thränennasenganges, † Eingang ins Cavum maxillare (*C.m*), *SL* Siebbein-Labyrinth, *HG* Harter Gaumen, *C.cr.* Cavum cranii, *M* Maxilla.

Das am meisten in die Augen springende Merkmal der Säugethiernase besteht in dem Auftreten einer **äusseren Nase**, die wir uns aus der Vorhöhle der Reptiliennase herausgewachsen, also gewissermaassen als eine Verlängerung derselben zu denken haben. Abgesehen von den prominirenden Ossa nasalia spielt unter den die äussere Nase stützenden Knorpeln der von der Lamina papyracea des Siebbeins entspringende, nach vorne weit ausspringende Scheidewandknorpel eine Hauptrolle; jedoch ausser den Differenzirungen des Ethmoidalknorpels — denn als solcher ist jener zu betrachten — existiren auch noch selbständige Stücke, die sich am Aufbau des äusseren Nasengerüstes betheiligen. Als solche figuriren z. B. die drei, in die Spitze und die sogenannten Nasenflügel des Menschen eingefügten kleinen Knorpellamellen, die übrigens sowohl nach Form, als nach Zahl und Grösse bedeutenden Schwankungen unterworfen sind.

Die aus functionellen Gründen den mannigfachsten Modificationen unterworfene äussere Nase steht unter der Herrschaft einer oft reich entfalteten Musculatur, die namentlich bei tauchenden Säugern von Wichtigkeit wird, indem hier durch einen Sphincter und wohl auch durch einen besonderen Klappenapparat ein completer Abschluss der äusseren Nasenlöcher ermöglicht ist. Eine ganz excessive Entwicklung und Vermehrung der Musculatur findet sich bei Rüsselbildungen (Tapir, Schwein, Maulwurf, Spitzmaus und Elephant, welch letzterer mehr als 30000 Muskeln in seinem Rüssel besitzen soll), und dadurch wird das Organ zu einem Tast- und Greifapparat.

Jakobson'sche Organe.

Unter den Jakobson'schen Organen versteht man eine vom Cavum nasale schon in embryonaler Zeit sich gänzlich abschnürende, paarige Nebennasenhöhle, die vom Olfactorius und Trigeminus versorgt wird und durch eine besondere Oeffnung mit der Mundhöhle in Verbindung steht. Diese Bedingungen

erfüllt vollkommen der oben schon erwähnte, von der Maxillarhöhle der **Schleichenlurche** umschlossene Nebennasenraum, und dass dieser dem Maxillar-Raum sämmtlicher Wirbelthiere als homolog zu erachten ist, kann Niemand bezweifeln. Bei keinem andern Vertebraten aber kommt es zu einer derartigen Abkammerung, sondern wir sehen im Gegentheil, je weiter wir in der Wirbelthierreihe emporsteigen, das Cavum maxillare sich immer mehr dem Riechorgan, nach der physiologischen Seite hin, entfremden, sein Riechepithel verlieren und schliesslich, wie oben weiter ausgeführt wurde, auf die Stufe eines einfachen Luftraumes herabsinken.

Unabhängig von dem Jakobson'schen Organe der Gymnophionen existiren nun bei **Sauriern, Schleichen** und **Schlangen**[1]) gewisse Apparate, die ebenfalls in obgenanntem Sinne zu deuten sind. Sie liegen, wie ein Blick auf die Figur 182 *P* lehrt, zwischen dem Boden der Nasen- und dem Dach der Mundhöhle und stellen eine kleine paarige, von Riechepithel ausgekleidete Höhle dar, von deren Boden sich eine Papille erhebt und welche durch eine besondere Oeffnung vor der Choane in die Mundhöhle ausmündet.

Bei **Crocodiliern, Schildkröten** und **Vögeln** sind keine Jakobson-schen Organe nachgewiesen, allein bei den letzteren trifft man nach W. K. Parker gewisse am Nasenboden liegende Knorpel, die da, wo sie sonst in der Wirbelthierreihe (wie z. B. bei Lacertiliern und Säugern) auftreten, stets enge an die Existenz der Jakobson'schen Organe geknüpft sind. Bei **Säugern,** und zwar hier vorzugsweise bei Monotremen, Marsupialiern, Edentaten, Insectivoren, Nagern und Hufthieren, existiren Jakobson'sche Organe in weitester Verbreitung. Hier handelt es sich stets um zwei basalwärts vom Septum nasale liegende, von Knorpelkapseln (Huschke'sche Pflugscharknorpel) gestützte Röhren, welche hinten blind geschlossen sind, vorne dagegen durch die den Zwischenkiefer durchbohrenden Stenson'schen Gänge (Canales incisivi) in die Mundhöhle einmünden.

Beim Menschen scheinen Jakobson'sche Organe nicht einmal mehr in fötaler Zeit aufzutreten, und was man früher dafür gehalten hat, ist das Rudiment einer septalen Nasendrüse, wie sie z. B. bei Prosimiern vorkommt (Gegenbaur). Dass die Vorfahren des Menschen übrigens ein Jakobson'sches Organ besessen haben müssen, beweist die Existenz der Huschke'schen Pflugscharknorpel.

Was die physiologische Aufgabe der Jakobson'schen Organe betrifft, so mag sie darin bestehen, die in die Mundhöhle eingebrachten Speisen unter directe Controle des Riechnerven zu stellen. Man erinnert sich dabei unwillkürlich des Volksausdruckes: „es schmeckt etwas gut", anstatt: es riecht gut.

Der Spritzapparat der Gymnophionen.

Bei den Schleichenlurchen existirt ein höchst merkwürdiges Organ, das sowohl zur Nasenhöhle als zur Orbita in den engsten topographischen Beziehungen steht und welches aus diesem Grund wohl am besten an dieser Stelle zur Besprechung kommt.

1) Nach J. Beard finden sich am Boden des Riechepithels des Jakobson'schen Organes der Schlangen Anordnungen der Ganglienzellen in Knospenform, so dass man dadurch an die Blaue'schen Geruchsknospen der Anamnia erinnert wird.

Es handelt sich um eine, in der Orbita gelegene, fibröse, von starken Muskeln umsponnene Blase, die sich nach vorne in einen Canal des Oberkiefers hinein röhrenartig verlängert und an der freien Wangenfläche, in der Nähe der Schnauze, ausmündet. Diese schlauchartig verlängerte Partie des Organs besteht aus zwei in einander steckenden fibrösen Röhren.

Das Innere des ganzen Apparates wird durchzogen von einem als Retractor wirkenden Längsmuskel und dieser strahlt in eine an der oben genannten Wangenöffnung gelegene Papille aus.

Rings um den eben genannten Muskel gruppirt sich in dem blasenartig erweiterten Abschnitt des Organs eine mächtige Drüse, welche ihr Secret in das Lumen des schlauchförmigen Abschnittes entleert. Eine zweite, in der Maxillarhöhle eingebettete, mächtige Drüse durchbohrt mit ihren Ausführungsgängen die Seitenwand des Oberkieferknochens und mündet ebenfalls in den schlauchförmigen Abschnitt des Organs, und zwar kurz vor dessen peripherem Ende, gerade an der Stelle der oben erwähnten Papille. Die erste Drüse kann man als Orbital-, die zweite als Tentakeldrüse bezeichnen (Wiedersheim).

Worin die physiologische Aufgabe dieses, in der Thierreihe ganz isolirt dastehenden und entwicklungsgeschichtlich verhältnissmässig spät auftretenden Apparates besteht, ist bis jetzt nicht mit Sicherheit zu bestimmen. Wahrscheinlich handelt es sich um einen Spritzapparat und weiter, falls sich das Drüsensecret als ein giftiges herausstellen sollte, um eine Vertheidigungswaffe, welche zusammt dem ungemein fein ausgebildeten Geruchsorgane mit dem nicht functionirenden Seh- und Gehörorgan (bis zu einem gewissen Grade wenigstens) in Correlation zu bringen sein wird. Ob es sich dabei auch um einen „Tentakel“, also um ein Fühlorgan, handelt, muss vorderhand dahingestellt bleiben. Die Orbitaldrüse fasse ich als eine modificirte Harder'sche Drüse auf (vergl. das Sehorgan).

Literatur.

J. Beard. *The nose and Jakobson's Organ. Quart. Journ. Microsc. Science* 1888.

J. Blaue. *Untersuch. üb. d. Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, namentl. über Endknospen als Endapparate des Nerv. olfactorius. Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1884.

G. Born. *Zahlreiche Abhandlungen über den Bau der Nasenhöhle der Amphibien, sowie über den Thränennasengang sämmtlicher Hauptgruppen der Wirbelthiere, in Morphol. Jahrb. Bd. II. V. VIII.*

A. Dogiel. *Ueber die Drüsen der Regio olfactoria. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI.* 1886.

Derselbe. Ueber den Bau des Geruchsorgans bei Ganoiden, Teleostiern und Amphibien. Ebendaselbst Bd. XXIX. 1887.

C. Gegenbaur. *Ueber die Nasenmuscheln der Vögel. Jen. Zeitschr. Bd. VII.* 1873.

F. Leydig. *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen* 1872.

J. Madrid-Moreno. *Ueber die morphol. Bedeutung der Endknospen in der Riechschleimhaut der Knochenfische. Bericht von C. Emery. Biol. Centralbl. VI. Bd.* 1886.

A. M. Marshall. *Morphology of the Vertebrate Olfactory Organ. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol XIX.* 1879.

G. Schwalbe. *Ueber die Nasenmuscheln der Säugethiere und des Menschen. Sitz.-Ber. der physic.-öcon. Gesellsch. zu Königsberg. XXIII.* 1882.

Derselbe. Lehrb. der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1887.

R. Wiedersheim. *Das Kopfskelet der Urodelen. Morphol. Jahrb. Bd. III.* 1877.

Derselbe. Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

Derselbe. Das Geruchsorgan der Tetrodonten nebst Bemerkungen über die Hautmusculatur derselben. Festschrift zum 70. *Geburtstag A. v. Kölliker's. Leipzig* 1887. *Im Auszug im Anat. Anz. II. Jahrg.* 1887.

E. Zuckerkandl. *Normale und pathologische Anatomie der Nasenhöhle. Wien* 1882.

Derselbe. Das periphere Geruchsorgan der Säugethiere. Stuttgart 1887.

Derselbe. Ueber das Riechcentrum. Stuttgart 1887.

Sehorgan.

Im Gegensatz zu den Wirbellosen, wo das Sehorgan auf einem Differenzirungsprocess des Integumentes beruht, bilden sich die lichtempfindenden Elemente des Wirbelthierauges aus jener paarigen Ausstülpung des primären Vorderhirnbläschens, von welcher schon beim Gehirn die Rede war.

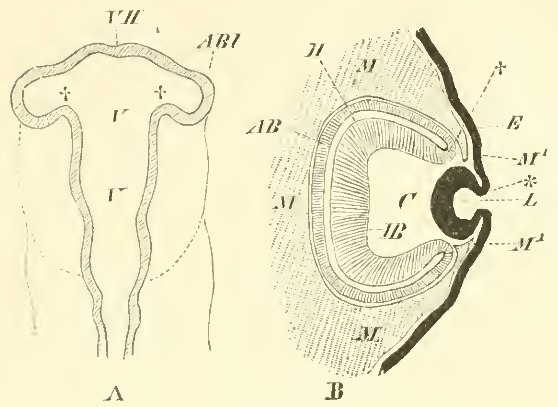


Fig. 186. **A** Anlage der primitiven Augenblasen (*ABl*), *VII* Vorderhirn, *V*, *V* Ventrikelraum des Gehirns, welcher bei †† mit der Höhle der primitiven Augenblasen in weitester Communication steht.

B Halbschematische Darstellung der secundären Augenblase und der vom Ektoderm sich abschnürenden Linse. *IB* Inneres Blatt der secundären Augenblase, aus welchem die Retina entsteht, † Umschlagstelle desselben in das äussere Blatt (*AB*), aus welchem das Pigmentepithel hervorgeht, *II* Höhle der secundären Augenblase, *L* Linse, welche als becherartige Einsenkung vom Ektoderm (*E*) aus entsteht, * Umschlagsrand des Ektoderms, *M*, *M* mesodermales Gewebe, welches bei M^1, M^1 zwischen Epidermis und der davon sich abschnürenden Linse hineinwuchert und sich zur hinteren Schicht der Cornea sowie zur Iris differenzirt. *C* Vom Glaskörper erfüllter Raum zwischen Linse und Retina.

Es handelt sich dabei also um einen an die Peripherie gerückten Hirntheil.

Jene Ausstülpung wird als **primäre Augenblase** bezeichnet, und indem diese gegen die äusseren Bedeckungen des Kopfes heranwächst, zieht sich die Verbindungsbrücke mit dem Gehirn mehr und mehr aus, verliert allmählich ihre Höhlung, mittels der sie zuvor mit dem Ventrikel zusammenhing, wird strangartig und lässt aus sich den **Sehnerv** hervorgehen.

An der Stelle, wo die Blase die Epidermis berührt, beginnt letztere zu wuchern, während gleichzeitig die vordere Wand der Blase derart einsinkt, dass ein doppelwandiger Becher oder, wie der Ausdruck gewöhnlich lautet, eine **secundäre Augenblase** daraus resultirt (Fig. 186, **B**).

Indem dann später die innere und äussere Wand derselben (Fig. 186 **B** *IB* und *AB*) mit einander verwachsen, wird aus der ersteren die definitive lichtpercipirende Haut, d. h. das Sinnesepithel der **Retina**, aus der letzteren dagegen das sogen. **Pigment-Epithel**.

Die weiteren Entwicklungsvorgänge gestalten sich nun so, dass sich jenes oben erwähnte, epidermoidale Zellpaket in die **Augenlinse** (Lens crystallina) differenzirt, von seinem Mutterboden, dem Ektoderm, abschnürt und das Innere der Augenblase mehr und mehr erfüllt (Fig. 186 **B** *L*). Was in letzterer an Raum übrig bleibt, wird von mesodermalem, ventralwärts durch den sogen. Chorioidealschlitz einwucherndem Gewebe eingenommen, und aus letzterem gehen der der Linse gegenüber später immer mehr zur Geltung kommende **Glaskörper** (**Corpus vitreum**) (Fig. 186 **B** *C*), sowie gewisse, für die Ernährung

des embryonalen Auges hochwichtige Gefässe hervor (Vasa centralia N. optici, Arteria hyaloidea, Tunica vasculosa lentis).

Wie nun im Innern der secundären Augenblase zahlreiche Blutbahnen verlaufen, so gilt dasselbe auch für deren äussere Peripherie, allwo sich eine förmliche Gefässhaut, die sogen. **Chorioidea**, ausbildet (Fig. 187 *Ch*).

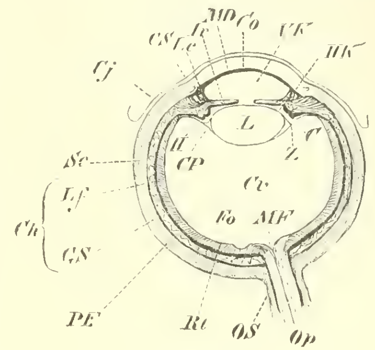


Fig. 187. Horizontalschnitt durch das linke Auge des Menschen, von oben gesehen, schematische Darstellung. *Op* N. opticus, *OS* Opticusscheide, *MF* Mariotte'scher (blinder) Fleck, *Fo* Fovea centralis (Macula lutea), *Rt* Retina, *PE* Pigmentepithel der letzteren, *Ch* Chorioidea mit ihrer Lamina fusca (*Lf*) und Gefässschicht (*GS*), *Sc* Sclera, *Co* Cornea, *Cj* Conjunctiva, *MD* Membrana Descemettii, *CS* Canalis Schlemmii (die punktirte Linie sollte durch die Sclera hindurch bis zu der kleinen, ovalen Oeffnung weiter geführt sein), *Ir* Iris, *Lc* Ligamentum ciliare, *C* Ciliarfortsatz, *VK*, *HK* vordere und hintere Augenkammer, *L* Linse, *H* M. hyaloidea, *Z* Zonula Zinnii, *CP* Canalis Petiti, *Cv* Corpus vitreum.

Diese wächst an ihrer vorderen Circumferenz zur sogen. **Regenbogenhaut** oder **Iris** aus (Fig. 187 *Ir*), legt sich unter Erzeugung eines radiär angeordneten Faltensystems (Corpus ciliare) mit dieser vorhangartig vor die Linse, erhält hier später einen kreisförmigen Ausschnitt (**Sehloch, Pupille**) und lässt die Lichtstrahlen einfallen. Dies geschieht in geringerem oder höherem Grade, je nachdem der in der Iris vorhandene Musculus dilatator oder constrictor (Sphincter) in Wirkung tritt. Es handelt sich somit um eine Art von Blendungsapparat.

Wie nun die Pupille keine constante Grösse besitzt, so unterliegt auch die Linse zahlreichen Formschwankungen, je nachdem sie mehr abgeplattet oder abgerundet wird. Ersteres tritt ein beim Sehen in die Ferne, letzteres beim Sehen in die Nähe. Kurz es handelt sich um einen sehr feinen **Accommodationsapparat**, und dieser steht unter der Herrschaft eines dem N. oculomotorius unterworfenen Muskels (**M. ciliaris** s. tensor Chorioideae), welcher in ringartiger Anordnung an der Uebergangsstelle der Sclera in die Cornea entspringt und sich an dem peripheren Rand der Iris inserirt (Fig. 187 *Lc*).

Nach aussen von der als Chorioidea bezeichneten Gefässhaut liegt ein auf der Fig. 187 unter dem Namen der Lamina fusca aufgeführter Lymphraum (Perichoroidealraum), und nach aussen von diesem endlich trifft man auf eine derbe, fibröse, oder wohl auch theilweise knorpelige oder gar verknöcherte Schicht, die man als **Sclera** oder Sclerotica bezeichnet (Fig. 187 *Sc*).

Während diese nach hinten in die Opticusscheide (*OS*) und von dort aus in die Dura mater übergeht, setzt sie sich nach vorne unter Aufhellung ihres Gewebes in die sogen. **Hornhaut** oder **Cornea** fort und erhält hier auf ihrer freien Fläche von Seiten der **Bindehaut** (**Conjunctiva**) des Auges einen epithelialen Ueberzug (Fig. 187 *Co*, *Cj*). Sclera und Cornea zusammen stellen ihrer derben Beschaffenheit wegen eine Art von Aussenskelet des Auges dar und garantiren so zusammen mit der gallertigen Masse des Glaskörpers die für die Integri-

tät der nervösen Endapparate nothwendige Expansion des ganzen Augapfels. Zwischen Hornhaut und Cornea liegt ein weiter Lymphraum, die sogen. vordere Augenkammer (Fig. 187 *VK*).

Einen weiteren Schutzapparat für das Auge bildet die tiefe, vom Kopfskelet gebildete Orbitalbucht, sowie gewisse **Neben-** oder **Hilfsapparate**, die sich in drei Kategorien bringen lassen:

1) **Augenlider (Palpebrae)**,
2) **Drüsenorgane**,
3) **Muskeln** (Bewegungsapparat des Bulbus oculi).

So finden wir also den Augapfel aufgebaut aus einem System concentrisch geschichteter Häute, die von innen nach aussen als Retina (Nervenhaut), Chorioidea (mit Iris) (Gefässhaut) und Sclera (mit Cornea) (Skelethaut) bezeichnet werden. Erstere entspricht der nervösen Substanz, die zweite der Pia-, die dritte der Dura mater des Gehirns. Das Innere des Auges ist erfüllt von lichtbrechenden Medien, nämlich von der Linse und dem Glaskörper. Dazu kommen noch gewisse Nebenapparate.

Wie das Geruchsorgan, so unterliegt auch das Sehorgan in seiner Structur äusseren Einflüssen. Diese bringen dasselbe bald zu ausserordentlich feiner Entwicklung, bald zur Rückbildung oder gar zum gänzlichen Schwund, kurz sie wirken in der allerverschiedensten Weise modificirend und umgestaltend auf dasselbe ein.

Von höchstem Interesse sind deshalb jene Thiere, die durch ihren Aufenthalt an dunklen Orten, wie z. B. in der Tiefe der Meere und Seeen oder in Höhlen, ihre Sehorgane entweder theilweise oder gänzlich eingebüsst haben. Vertreter davon finden sich vorzugsweise unter den Arthropoden, sowie unter den in den Körperhöhlen schmarotzenden Würmern. Von Vertebraten wären anzuführen der blinde Fisch (Amblyopsis spelaeus) aus der Kentuckyhöhle Nordamerikas, der im Karstgebirge hausende Olm (Proteus anguineus), die Gymnophionen, der Maulwurf etc. (vergl. pag. 196, 204). Ob dahin auch die zur Cetaceen-Gruppe gehörige Platanista gangetica zu rechnen ist, die bei einer Körperlänge von beinahe zwei Metern ein nur erbsengrosses, offenbar im Schwinden begriffenes Auge besitzt, ist um so schwieriger zu entscheiden, als die andern, unter gleichen Bedingungen im Ganges lebenden Cetaceen (Orcella fluminalis und brevirostris) eine solche Verkümmerung des Auges nicht aufweisen (M. Weber).

Ich wende mich nun zur Besprechung des Sehorgans der einzelnen Wirbelthierklassen, wobei ich aber von der Retina absehe, da ihr später ein besonderes Capitel gewidmet sein soll (vgl. pag. 220).

Fische.

Beim **Amphioxus** ist ein Sehorgan noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen, und dasjenige der **Cyclostomen**, bei welchen es sich übrigens höchst wahrscheinlich um Rückbildungen handelt, steht noch auf sehr niederer Entwicklungsstufe. Dies spricht sich nicht nur im Bau der Retina, sondern auch (bei Myxinoiden wenigstens) in dem Mangel einer Linse, einer Iris, einer differenzirten Sclera und Cornea aus[1]). Zugleich liegt das Auge — und das gilt auch für Ammocoetes, wo es sehr klein ist — tief unter der Haut und dem Unter-

1) Vergl. auch das Sehorgan der Dipnoër.

hautbindegewebe. Bei Petromyzon verdünnt sich die betreffende Hautpartie, das vorher blind gewesene Thier wird sehend, der Bulbus gewinnt einen grösseren Umfang und zugleich eine etwas höhere Organisationsstufe. Sclera und Cornea fehlen aber nach wie vor.

Die Augen aller **übrigen Fische** sind, mit wenigen Ausnahmen (Rochen, Welse, Aale), von beträchtlicher Grösse, und dies gilt namentlich von denjenigen der Selachier. Ihre Beweglichkeit ist nie bedeutend, und da die grosse Cornea sehr flach ist und der Linse fast direct aufliegt, so besitzt der Bulbus stets eine hemisphärische oder ellipsoide Gestalt und die vordere Augenkammer wird in ihrer Ausdehnung sehr beschränkt. Im Uebrigen ist das Auge nach dem in der Einleitung entworfenen Grundplan gebaut, allein es sind dabei noch einige weitere Punkte zu berücksichtigen.

Die Linse ist, wie bei allen Wasserthieren, kugelig und besitzt somit ein sehr grosses Brechungsvermögen. Sie füllt das Innere des Bulbus zum grössten Theil aus, so dass für den Glaskörper nicht viel Raum übrig bleibt. Sie ist, im Gegensatz zu den höheren Vertebraten, im Ruhezustand für das Sehen in die Nähe eingerichtet.

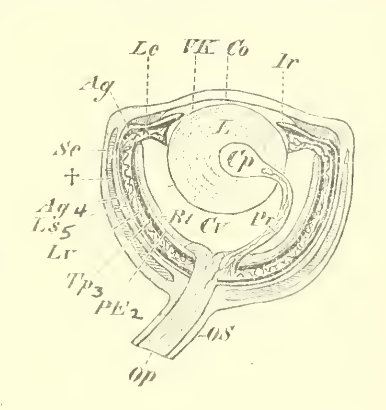


Fig. 188. Typus des Fischauges. *Op* Opticus, *OS* Opticusscheide, *Rt* Retina, *PE* Pigmentepithel, *Tp* Tapetum, *Lv* Lamina vasculosa, *Ag* Argentea, *Ls* Lamina suprachorioidea, *Sc* Sclera mit Knorpel- beziehungsweise Knocheneinlage (†), *Co* Cornea, *Ir* Iris, *Lc* Ligamentum ciliare, *VK* vordere Kammer, *L* Linse, *Cv* Corpus vitreum, *Pr* Processus falciformis, *Cp* Campanula Halleri.

Da nun an Stelle des Musculus ciliaris nur ein fibröses **Ligamentum ciliare** vorhanden ist, so wird die Accommodation des Fischauges durch einen andern Apparat bewerkstelligt. Dieser besteht in einer, von der Chorioidea ausgehenden Falte (**Processus falciformis**), welche sich von der Eintrittsstelle des Sehnerven an bis gegen den Aequator der Linse erstreckt, um sich hier mittelst einer knopfartigen Auftreibung (**Campanula Halleri**) zu inseriren.

Im Innern dieses Gebildes liegen Nerven, Gefässe und glatte Muskelfasern, und letztere vermögen durch ihre Contraction einen Einfluss auf die Linse im Sinne eines Accommodationsapparates auszuüben.

Nach aussen von der Chorioidea, dicht unter, d. h. einwärts von dem oben erwähnten, suprachorioidealen Lymphraum, findet sich eine silber- oder grün-golden schimmernde Membran, die sogen. **Argentea**. Sie erstreckt sich entweder auf das ganze Augen-Innere (Teleostier) oder beschränkt sie sich auf die Iris (Selachier).

Eine zweite, metallisch glänzende Haut, das **Tapetum cellulosum s. lucidum,** liegt bei Selachiern auswärts von derjenigen Schicht der Chorioidea, welche man als Chorio-capillaris bezeichnet. Bei Teleostiern und Petromyzonten scheint kein Tapetum zu existiren [1]).

1) Die Argentea wie das Tapetum lucidum besteht aus einer Anhäufung zahlloser, irisirender Guaninkalk-Krystalle, ganz von derselben Art, wie sie auch in der

Die den Knochenfischen und gewissen Ganoiden (Amia) zukommende **Chorioidealdrüse** besteht aus einem von Arterien und Venen gebildeten Wundernetz, welches polsterartig neben der Eintrittsstelle des Sehnerven zwischen Argentea und Pigmentepithel der Retina eingeschoben ist und welches somit in seiner Lage mit der Chorioidea übereinstimmt. Von einer „Drüse“ ist somit keine Rede; die physiologische Bedeutung des Apparates ist aber nichts weniger als klar.

Die Sclera ist häufig (Selachier, Sturionen) in grösster Ausdehnung verknorpelt und nicht selten kommt es gegen den Cornealrand zu auch noch zur Verknöcherung. (Gilt auch für Teleostier.)

In diesen soliden Stützelementen der Fisch-Sclera liegt ein Ersatzmittel für die mangelhaft gebildeten Orbitalwände und vielleicht auch eine Schutzvorrichtung gegen die Bewegungen des Kiefer-Gaumenapparates. Dass sie aber auch bei dem auf dem Fisch oft lastenden Druck einer ungeheuren Wassersäule für die Integrität des Augeninnern, wie vor Allem der Retina, schützend eintreten werden, ist sicher anzunehmen.

Der Bulbus ist fast immer von einem fettigen, gallertigen, von bindegewebigen und elastischen Fasern durchzogenen Gewebe umgeben und steht an seiner hinteren Circumferenz bei Selachiern mit einem, von der seitlichen Schädelwand entspringenden, schlanken Knorpelstab in eigenthümlicher Gelenkverbindung [1]).

Dipnoër.

Das Auge der **Dipnoër** bedarf einer erneuten Untersuchung; es ist sehr klein, besitzt eine dünne, z. Th. knorpelige Sclera (W. N. Parker), eine Chorioidea und eine kugelige Linse. Es entbehrt einer differenzirten Iris, eines Processus falciformis, einer Campanula Halleri und eines Ciliarkörpers. Vier gerade Augenmuskeln sind vorhanden.

Amphibien.

Die Augen der Amphibien und Reptilien besitzen durchschnittlich die geringste Grösse unter allen Vertebraten.

Wie bei Fischen, so enthält auch bei manchen Amphibien, und zwar sowohl bei Anuren als bei Urodelen, die Sclera hyalinknorpelige, häufig pigmentirte Elemente eingesprengt. Verknöcherungen sind bis jetzt nicht beobachtet.

Die Wölbung der Hornhaut ist kaum beträchtlicher, als bei

äusseren Haut vorkommen, deren Glanz sie bedingen. Sie sind in Epithelzellen eingelagert und letztere sind auf massenhafte Bildung und Umwandlung von Endothelien zurückzuführen.

1) Bei jungen Pleuronectes liegen die Augen noch ganz symmetrisch zu beiden Seiten des Kopfes. Das eine wandert, wie A. Agassiz gezeigt hat, nicht, wie man früher (Steenstrup) annahm, von der rechten Seite durch den Schädel durch auf die linke, sondern es erreicht diese Lageveränderung mittelst einer Rotationsbewegung um die Längsaxe des Kopfes, und zwar unter gleichzeitiger Vorwärtsverschiebung gegen die Nase hin. Dabei kommt das betreffende Auge in eine Vorwärtsverlängeruug der Rückenflosse oder, genauer, zwischen letztere und das Os frontale zu liegen. Letzteres wird dadurch in seiner Form modificirt und die frühere rechte Orbita geht einem allmählichen Schwund entgegen. Es liegt auf der Hand, dass bei diesem Process der Sehnerv der rechten Seite, sowie die Augenmuskeln bedeutend in die Länge gezogen werden müssen, und dies findet statt unter Entwicklung eines sehr regen Gefässlebens an dieser Stelle.

Fischen, jedoch nähert sich die Gesammtform des Bulbus mehr einer Kugel. Die Pupille besitzt nicht immer eine runde Form, sondern ist da und dort, wie z. B. bei Bombinator igneus, dreieckig, und dasselbe beobachtet man auch bei manchen Fischen, wie z. B. bei Coregonus.

Der Chorioidea fehlt eine Argentea, ein Tapetum, eine Chorioidealdrüse, ein Processus falciformis sammt einer Campanula Halleri; sie zeichnet sich also den Fischen gegenüber durch ein negatives Verhalten aus. Der Glaskörper besitzt übrigens Gefässe, die der Campanula der Fische homolog sind.

Die goldschimmernde Iris des Frosches beruht auf rundlichen Zellen mit blassgeblich gefärbten Pigmentkügelchen, also nicht auf der Existenz von nadelförmigen Krystallen, wie wir solche in der Argentea der Fische constatiren konnten.

Nicht nur die Iris besitzt eine wohl ausgeprägte, glatte Musculatur, sondern es ist auch zwischen Sclera und den Ciliarfortsätzen, also an der Stelle, wo wir bei Fischen ein bindegewebiges Ringband, resp. das Ciliarband angetroffen haben, ein eigentlicher, wenn auch nur schwacher Muskel mit Sicherheit nachgewiesen.

Was ich bei Fischen über das Verhältniss des Glaskörpers zur Linse sowie über die Form etc. der letzteren bemerkt habe, gilt fast wörtlich auch für die Amphibien. Ueberhaupt können wir constatiren, dass das Amphibienauge, abgesehen von gewissen negativen Charakteren, nach dem Typus des **Fischauges** gebaut ist und dass es letzterem gegenüber in seiner Entwicklung keinen wesentlichen Fortschritt documentirt.

Der Strahlenkörper ist bei Anuren, wenn auch schmal, so doch deutlich entwickelt. Er besteht aus einem Kranze von zahlreichen, radiär gestellten Falten, welche auf die Hinterfläche der Iris übergehen und erst gegen den Pupillar-Rand zu verstreichen. Bei Urodelen zeigt sich das Corpus ciliare von dem Aussehen der Chorioidea nicht verschieden, es ist glatt wie dasjenige der Fische und kann nur dadurch von der Chorioidea als besondere Zone unterschieden werden, dass es — und dies gilt in gleicher Weise für alle Wirbelthiere — des Retina-Ueberzuges entbehrt.

Das kleine Auge der Schleichenlurche ist, worauf ich schon oben hingewiesen habe, wie das des Proteus, in der Rückbildung begriffen. Hier wie dort liegt es tief unter der äusseren Haut verborgen, jedoch schimmert es bei Gymnophionen zuweilen noch als kleiner, dunkler Pigmentfleck hindurch und besitzt noch alle wesentlichen Componenten des Wirbelthier-Auges. Bei Proteus dagegen fehlt die Linse und der Glaskörper.

Reptilien und **Vögel**.

Hier erreicht der Bulbus oculi — und dies gilt namentlich für die Vögel — eine im Verhältniss zum Kopf viel gewaltigere Grössen-

ausdehnung als bei Amphibien. Die Sclera ist zum grossen Theil knorpelig und besitzt in ihrem vorderen Abschnitt bei Sauriern, Scinken und Cheloniern einen Ring von zierlichen Knochenplättchen. Dieser ist auch bei sehr vielen fossilen Amphibien und Reptilien nachgewiesen und hat sich auch auf die Vögel vererbt (Fig. 189 und 190†); bei letzteren aber finden sich häufig auch noch hufeisen- oder ringförmige Knochenbildungen in der Umgebung des Opticuseintrittes.

Fig. 189.

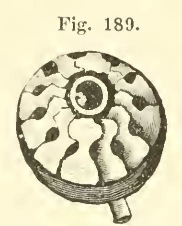


Fig. 189. Scleral-Knochenring von Lacerta muralis.

Fig. 190.

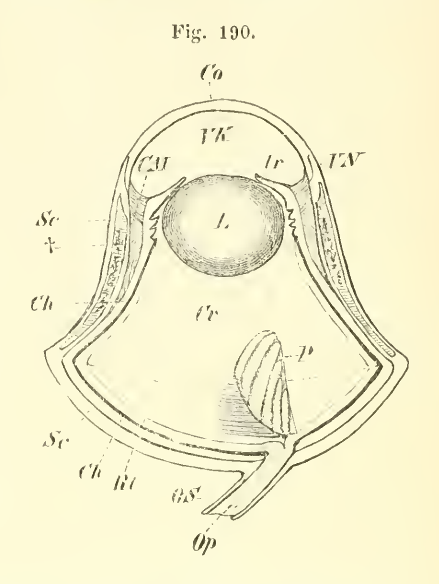


Fig. 190. Auge eines Nachtraubvogels. *Rt* Retina, *Ch* Chorioidea, *Sc* Sclera mit Knocheneinlage bei †, *CM* Ciliarmuskel, *Co* Cornea, *VN* Verbindungsnaht zwischen Sclera und Cornea, *Ir* Iris, *VK* Vordere Kammer, *L* Linse, *Cv* Corpus vitreum, *P* Pecten, *OP*, *OS* Opticus und Opticusscheide. Die zwischen der grössten Breite des Bulbus gezogene punktirte Linie zerfällt denselben in ein vorderes und hinteres Segment.

Während der Bulbus der Reptilien im Allgemeinen rundlich ist, erscheint er bei Vögeln — und dies gilt vor Allem für Nachtraubvögel, viel weniger für Wasservögel — fernrohrartig in die Länge gestreckt und in zwei Portionen, eine vordere grössere und eine hintere kleine, scharf abgeknickt (Fig. 190). Erstere wird nach vorne zu durch die ausserordentlich stark gewölbte Cornea *(Co)* abgeschlossen und beherbergt eine sehr geräumige vordere Augenkammer *(VK)*, sowie einen sehr complicirten, in mehrere Portionen zerfallenden, quergestreiften Musculus ciliaris (Crampton'scher Muskel). Auch bei Reptilien ist er quergestreift und, wenn auch nicht in dem excessiven Grade wie bei Vögeln, so doch immerhin gut entwickelt.

Während sich bei Reptilien (bei Lacertiliern und Scinken z. B.) noch ein Tapetum entwickeln kann, ist dies mit der Argentea und der Chorioidealdrüse nie mehr der Fall und auch den Vögeln fehlen alle diese Gebilde. Dagegen findet sich bei den meisten Reptilien und Vögeln eine dem Processus falciformis des Fischauges homologe Bildung, nämlich der sogen. **Fächer** oder **Kamm**. Bei Hatteria und Cheloniern gar nicht vorhanden, erreicht er auch bei den übrigen Reptilien keine sehr kräftige Entwicklung, wohl aber ist dies bei Vögeln der Fall (Fig. 190 *P*). Hier kann er sich von der Eintrittsstelle des Opticus nach vorne bis zur Linsenkapsel erstrecken, oder endigt er, was viel häufiger zu beobachten ist, schon früher. Er ist bei Vögeln stets mehr oder weniger stark gefaltet, besteht seiner Hauptmasse nach aus dicht verfilzten Capillarschlingen

und scheint bei allen Sauropsiden in wichtigen Beziehungen zu stehen zur Ernährung des Augenkerns und der Retina. Mit der Accommodation hat er Nichts zu schaffen.

Die von einer quergestreiften Musculatur regierte und deshalb auf Lichteindrücke blitzartig schnell reagirende Iris zeigt oft eine sehr lebhafte Färbung, und dies beruht auf der Anwesenheit nicht nur von Pigment, sondern auch von bunten Fetttropfen.

Die Pupille ist in der Regel rundlich, doch kann sie auch eine senkrechte Spalte darstellen, wie z. B. bei manchen Reptilien und bei Eulen.

Aehnlichen Verhältnissen sind wir auch schon bei Fischen und Amphibien begegnet und ich will gleich hinzufügen, dass auch bei Säugethieren die Pupille durchaus nicht immer rund ist. So hat sie z. B. bei Hufthieren, gewissen Beutelthieren, Cetaceen u. a. eine querovale Form oder stellt sie eine senkrechte Spalte dar (Felinen).

Säuger.

Hier, und zwar am vollständigsten bei Primaten, wird der Bulbus in der Regel vollständiger von der knöchernen Orbitalkapsel umhüllt, als bei den meisten übrigen Vertebraten, und darin mag z. Th. der Grund dafür zu suchen sein, dass sich im Bereich der Sclera keine knorpeligen und knöchernen Theile mehr entwickeln, sondern dass dieselbe nur fibröser Natur ist. Die einzige Ausnahme machen die Monotremen.

Die Cornea zeigt mit Ausnahme der wasserbewohnenden Säuger, bei welchen sie ziemlich flach ist, eine ziemlich gute Wölbung und der ganze Bulbus ist von mehr oder weniger rundlicher Gestalt.

Ein entweder aus Zellen oder aus Fasern bestehendes Tapetum (T. cellulosum et fibrosum) existirt in der Chorioidea zahlreicher Säugethiere und erzeugt (durch Interferenz-Erscheinungen) die im Dunkeln „leuchtenden Augen" (Carnivoren, Robben, Wiederkäuer, Einhufer etc.).

Gewisse, einem Processus falciformis resp. einem Pecten homologe Bildungen treten bei Säugethieren nur in der Fötalzeit auf, doch kann hier nicht näher darauf eingegangen werden.

Der Ciliarmuskel besteht nur aus glatten Elementen und bewirkt eine Accommodation des Auges für die Nähe (vergl. oben das Fischauge). Es ist also bei Säugethieren die Linse in ihrer Ruhelage für die Ferne eingestellt.

Die Linse ist an ihrer vorderen Fläche weniger stark gewölbt, als an ihrer hinteren, mit welcher sie in die sogen. Fossa patellaris des Glaskörpers eingelassen ist.

Abgesehen vom Pigment hängt die Farbe der Iris und Pupille auch von der Dichtigkeit der Iris und Sclera, von dem Blutgehalt der ersteren, sowie von der wechselnden Beleuchtung ab.

Was die Circulationsverhältnisse des Vertebraten-Auges anbelangt, so unterscheidet man im Bulbus zwei Gefässsysteme, die mit einander an der Eintrittsstelle des Sehnerven anastomosiren, nämlich ein äusseres und ein inneres. Unter dem ersteren be-

greift man die Gefässe der Chorioidea, Iris, Sclera und des Hornhautrandes, unter dem letzteren die Gefässe des Glaskörpers, der Campanula Halleri, des Pecten (Processus falciformis) und der Retina. Diese spielen bei Säugethieren eine ungleich grössere Rolle als bei den übrigen Vertebraten, wo sie nur in wenigen Fällen nachgewiesen sind. Bei Sauropsiden werden die fehlenden Retinalgefässe durch die Capillarschlingen des Pecten, bei Fischen, ungeschwänzten Amphibien und Schlangen durch die Vasa hyaloidea ersetzt; die Urodelen besitzen keine Glaskörpergefässe.

Von grosser Wichtigkeit für die Physiologie des Auges aller Wirbelthiere sind die von SCHWALBE nachgewiesenen Lymphräume, wie z. B. der zwischen Sclera und Cornea liegende Perichorioideal-Raum, der dem Subdural- und Subarachnoideal-Raum des Centralnervensystems entsprechende Intervaginalraum des Opticus und die vordere Augenkammer. Auch an der äusseren Peripherie des Bulbus erstreckt sich ein grosser Lymphraum, welcher, wie alle übrigen, mit dem Arachnoideal-Raum des Gehirns in offener Verbindung steht.

Retina.

Der rechtwinklig oder unter einem spitzen Winkel in den Bulbus einstrahlende Sehnerv erzeugt an der Stelle seines Eintrittes ein Chiasma und löst sich dann in die lichtpercipirenden Elemente der Retina auf.

Letztere muss also in der Umgebung des in der Physiologie als blinder oder Mariottescher Fleck bekannten Nerveneintrittes die grösste Dicke besitzen und nach vorne gegen das Corpus ciliare zu allmählich an Stärke abnehmen, bis sie schliesslich gegen den Irisursprung hin nur noch aus einer einfachen Zellenlage besteht.

Die an ihrer inneren und äusseren Peripherie von einer structurlosen, hyalinen Haut (Limitans interna und externa) begrenzte, in frischem Zustand vollkommen durchsichtige Netzhaut besteht aus zwei, histologisch und physiologisch verschiedenen Substanzen, nämlich

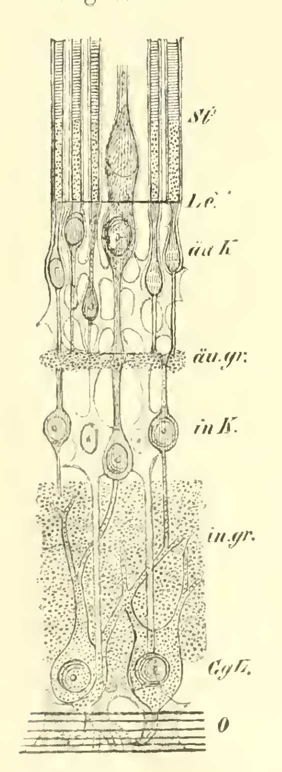


Fig. 191. Retina, nach MERKEL. Die nervöse Substanz ist schwarz, die Stützsubstanz lichter, grau gehalten. *O* Nervenfaserschicht, *Gg.L.* Ganglienschicht, *in.gr.* innere granulirte Schicht, *in K* innere Körnerschicht, *äu.gr.* äussere granulirte Schicht, *äu. K.* äussere Körnerschicht, *Le.* Limitans externa, *St* Stäbchen-Zapfenschicht.

aus einer Stütz- und einer nervösen Substanz. Erstere, das sogen. Fulcrum, welches sich zwischen der Limitans interna und externa wie zwischen zwei Rahmen ausspannt, erscheint auf der Fig. 191 als ein hell gehaltenes filigranartiges Gewebe, die nervösen Theile dagegen besitzen einen dunkleren gekörnten Ton. Letztere zerfallen in sieben concentrische Schichten, nämlich:

Gehirnschicht (peripheres Ganglion opticum, s. Retinaganglion (SCHWALBE).	1) Nervenfaser- 2) Ganglien- 3) Innere granulirte oder moleculäre- 4) Innere Körner- 5) Zwischenkörner- oder äussere granulirte-	Schicht
Sehzellenschicht	6) Aeussere Körner- 7) Stäbchen- und Zapfen- mit dem Pigment-Epithel.	

Mittelst der modificirten EHRLICH'schen Methode gelangte A. DOGIEL unter Anderem zu folgenden interessanten Resultaten. Bei keinem Wirbelthier färben sich die Stäbchen und Zapfen in Methylenblau; dagegen dringen von der äusseren Körnerschicht aus stets nervöse Elemente zwischen die Stäbchen und Zapfen hinein, enge denselben anliegend. Die letzten Endigungen erscheinen entweder knopfförmig (Ganoiden), oder kolbenförmig (Reptilien), wobei die Knöpfe oder Kolben noch in ein Härchen auslaufen, oder es handelt sich um einen varicösen Faden, der bis jenseits der Membrana limitans externa zu verfolgen ist (Amphibien und Vögel).

Diese Schichten sind so angeordnet, dass die Nervenfaserschicht zunächst dem Glaskörper, d. h. zu innerst, die Stäbchen-Zapfenschicht aber zunächst der Chorioidea, also am meisten nach aussen liegt.

Somit liegen im Wirbelthierauge die letzten Endglieder der Neuro-Epithelien, worunter man die Stäbchen und Zapfen, sowie die äussere Körnerschicht versteht, nach aussen, d. h. den einfallenden Lichtstrahlen geradezu abgewandt. Letztere müssen also, bis sie zu ihnen gelangen, sämmtliche, nach innen von ihnen gelegenen Retinalschichten durchsetzen, was aber keine Schwierigkeit hat, da die gesammte Retina in lebendem Zustande, wie oben bemerkt, eine helle, durchsichtige Beschaffenheit hat.

Die Schichtung der Retina ist bei allen Vertebraten dieselbe, wenn auch bezüglich der Entwicklung der einzelnen Lagen, so vor Allem der Stäbchen-Zapfenschicht, sehr bedeutende Schwankungen vorkommen. Dieselben erstrecken sich sowohl auf die Grösse als auf die Zahl, doch lässt sich im Allgemeinen behaupten, dass die Dicke der Stäbchen-Zapfenschicht in umgekehrter Proportion steht zu derjenigen der äusseren Körnerschicht.

Fische besitzen die absolut längsten Stäbchen, so dass hier die Dicke der Stäbchenschicht ein Drittel, ja sogar in seltenen Fällen die Hälfte der ganzen übrigen Netzhaut betragen kann. Bei Säugern macht sie etwa den vierten Theil aus und ähnlich verhält es sich bei Vögeln.

Die dicksten Stäbchen (die Zapfen sind viel kleiner) besitzen Frösche und Salamander, vor allem die Spelerpesarten, so dass auf dem Raum eines Quadrat-Millimeters nur etwa 30000 Stäbchen Platz haben, während der Mensch auf demselben Raum deren 250000—1000000 besitzt. Die Vögel halten darin etwa die Mitte (LEUCKART).

Während bei Fischen die phyletisch älteren Stäbchen den Zapfen gegenüber weitaus vorschlagen, ist bei den Reptilien und Vögeln gerade das umgekehrte Verhalten zu beobachten. Dazu kommt, dass sich die Zapfen mancher Reptilien und aller Vögel durch bunt gefärbte

Oeltropfen auszeichnen, und letztere finden sich auch noch bei Beutelthieren.

In der Netzhaut aller Wirbelthiere existirt eine in besonderer Weise organisirte Stelle des schärfsten Sehens. Es ist dies die in der Mitte des hinteren Augensegmentes liegende Fovea centralis oder Macula lutea. Sie beruht auf der Verdünnung sämmtlicher, unter der Stäbchen-Zapfenschicht liegender Retinaschichten, ja es schwinden sogar auch die Stäbchen und nur die Zapfen persistiren (Fig. 187 *Fo*). Was die physiologische Bedeutung des Pigment-Epithels anbelangt, so beruht sie darauf, einen Farbstoff, den sogen. Sehpurpur oder das Seh-Roth, zu erzeugen. Indem jener Farbstoff durch das einfallende Licht verzehrt wird, stellt die Retina sozusagen eine photographische Platte, ja sogar eine ganze photographische Werkstatt dar, worin der durch das Pigmentepithel repräsentirte Arbeiter durch Auftragen neuen, lichtempfindenden Materiales („Seh-Stoff") (Purpur) die Platte immer wieder vorbereitet und das alte Bild verwischt (Optographie, Optogramm). Somit würde es sich beim Sehact um einen photochemischen Process handeln.

Es muss übrigens ausdrücklich bemerkt werden, dass die Existenz des Sehpurpurs keine conditio sine qua non für den Sehact sein kann. Dies wird schon dadurch bewiesen, dass, da das Rhodopsin stets nur an die Stäbchen gebunden ist, alle jene Thiere (viele Reptilien z. B.) dasselbe nicht besitzen können, welche in ihrer Retina nur Zapfen und keine Stäbchen besitzen. Ebenso wird die bei allen Vertebraten nur aus Zapfen bestehende Fovea centralis nie Rhodopsin besitzen können.

Einigen Nachtthieren, wie z. B. dem Ziegenmelker und den Fledermäusen (Vespertilio serotinus), fehlt das Sehroth ebenfalls und dies gilt auch für Tauben und Hühner. Der Dachs sowie die Eule besitzen es trotz ihres nächtlichen Lebens.

Zum Schlusse sei noch einer hochwichtigen Entdeckung Engelmann's Erwähnung gethan.

Die Zapfen aller Wirbelthiere verkürzen sich unter Einwirkung des Lichtes und verlängern sich im Dunkeln („photomechanische Reaction der Zapfen"). Durch Versuche lässt sich ermitteln, dass der Ort der Reizung in den (contractilen) Zapfen-Innengliedern zu suchen ist.

Der absolute und relative Betrag der Längenänderung ist bei den Zapfen der verschiedenen Thiere im Allgemeinen verschieden und kann auch bei verschiedenen Formen von Zapfen des nämlichen Auges unter gleichen Umständen sehr bedeutend differiren. Die grössten Längenänderungen zeigen die Zapfen von Fischen und Fröschen; sehr gering sind sie bei der Ringelnatter.

Die Bewegung der Zapfen und des Pigmentepithels ist direct abhängig vom Nervensystem. Dies beweist, dass dieselbe auch im andern, vor Licht ganz geschützten Auge eintritt, und letzteres gilt sogar noch für decapitirte Thiere, falls das Gehirn erhalten blieb.

Also handelt es sich um ein sympathisches Zusammenwirken beider Netzhäute auf Grund einer durch Nervenbahnen (d.h. die Nervi optici) erfolgenden Association der Nerven und Pigmentzellen. Die Nervi optici fungiren somit nicht nur als centripetal leitende, lichtempfindliche, sondern auch als centrifugale, motorische Bahnen. Folglich muss es sich im Sehnerven um zweierlei verschiedene Nervenfasern handeln; allein die Zapfen und Pigmentzellen sind auch auf reflectorischem Wege von

irgend einer entfernteren Körperstelle aus erregbar, wie z. B. von der äusseren Haut aus, wenn man sie dem Sonnenlicht aussetzt, und dies gilt für Frösche, deren Augen vollständig im Dunkeln gehalten werden. Auch während des Strychnintetanus und bei Inductionsschlägen sind Bewegungen zu constatiren, also bei Eingriffen, wo es sich um gar keine Mitwirkung des Lichtes handelt.

Hilfsorgane des Auges.

a) Augenmuskeln.

Der Bewegung des Bulbus oculi stehen im Allgemeinen sechs Muskeln vor, die ihrem Verlauf entsprechend, in vier gerade (M. rectus superior, inferior, externus, internus) und zwei schiefe (M. obliquus superior und inferior) zerfallen. Erstere, welche im Hintergrunde der Orbita, und zwar in der Regel von der Duralscheide des N. opticus entspringen, beschreiben zusammen einen pyramidalen Hohlraum, dessen Spitze hinten im Augengrund, dessen basale Öffnung dagegen in der Aequatorialebene des Augapfels, d. h. an ihrer Insertionsstelle an der Sclera, gelegen ist.

Die beiden schiefen Augenmuskeln entspringen gewöhnlich nahe über einander an der inneren, d. h. nasalen Seite der Orbita, und indem sie von hier aus den Bulbus dorsal- und ventralwärts in äquatorialer Richtung umgreifen, stellen sie gewissermassen ein musculöses Ringband desselben dar.

Eine Abweichung von diesem Verhalten zeigen die Säuger, insofern bei ihnen der obere schiefe Augenmuskel tief im Augenhintergrunde entspringt, dann in der Längsaxe der Orbita nach vorne gegen den inneren (vorderen) Augenwinkel verläuft, wo er sehnig wird und durch eine faserknorpelige Rolle (Trochlea) tritt, welche an dem durch das Stirnbein gebildeten, oberen Augenhöhlenrand festgewachsen ist. (Daher der Name Musculus trochlearis.) Erst von dieser Stelle an wechselt der Muskel seine Richtung und lenkt in querem Lauf zum Bulbus ab.

Ausser diesen sechs Muskeln existiren häufig noch andere, die unter dem Namen des Retractor bulbi (am stärksten bei Hufthieren), des M. quadratus und pyramidalis bekannt sind. Die beiden letztgenannten stehen im Dienste der sogen. Nickhaut und finden sich bei Reptilien und Vögeln. Alle drei aber werden vom N. abducens versorgt. Bezüglich der Innervation der geraden und schiefen Augenmuskeln verweise ich auf das Capitel über die Hirnnerven.

b) Augenlider (Palpebrae).

Die als Schutzorgane dienenden Augenlider finden sich bei wasserbewohnenden Thieren, vor allem bei Fischen, nur in rudimentärer Form, und zwar als kreis- oder halbkreisförmige, starre Hautfalten oder -Lappen, welche das Auge an seiner oberen und unteren Circumferenz von seiner Umgebung mehr oder weniger scharf abgrenzen.

Auch die Augenlider der Dipnoër, Amphibien, Reptilien und Vögel sind in der Regel von der umgebenden Haut noch nicht scharf differenzirt und stehen, indem sie keiner oder einer nur sehr

geringen Bewegung fähig sind, überhaupt noch auf niederer Entwicklungsstufe. Dies gilt in erster Linie für das, zuweilen (Lacertilier, Scinke, Vögel) von Hautknochen oder Faserknorpel gestützte, obere Augenlid.

Auf ihrer Rückseite sind die Augenlider aller Vertebraten von der Bindehaut des Auges, d. h. von der in die Kategorie der Schleimhäute gehörigen Conjunctiva überkleidet. Indem sie sich auf den Bulbus hinüberschlägt, erzeugt sie den sogenannten Fornix conjunctivae[1]).

Bei Säugethieren (Fig. 193) besitzen die durch deutliche Falten von der übrigen Haut abgesetzten Lider eine grosse Beweglichkeit und sind an ihrem freien Rand mit Haaren (Cilien) besetzt.

In ihrem Innern entwickelt sich eine fibröse, harte Einlage, der sogenannte Lidknorpel (Tarsus). Sie stehen unter der Herrschaft eines Schliessmuskels, der in ringförmiger Anordnung die ganze Lidspalte umzieht, sowie eines Hebemuskels (Levator) für das obere Augenlid. Dazu kommt noch bei Sauropsiden und manchen Säugern (z. B. bei Hufthieren) ein Niederzieher (Depressor) des unteren Augenlides.

Der Mangel oder die geringe Entwicklung des oberen und unteren Augenlides bei allen unter den Säugern stehenden Vertebraten wird durch das Auftreten der sogen. **Nickhaut (Membrana nictitans)** bis zu einem gewissen Grade wenigstens compensirt. Diese stellt gewissermassen ein drittes Augenlid dar, hat aber, im Gegensatz zu den oben betrachteten Augenlidern, mit der äusseren Haut Nichts zu schaffen, sondern stellt nur eine Duplicatur der Conjunctiva vor und steht, wie oben schon erwähnt, unter der Herrschaft eines besonderen Muskelapparates.

Spurweise schon bei manchen Selachiern vorhanden, liegt die häufig einen Knorpel einschliessende Nickhaut hinter dem unteren Augenlid oder auch mehr dem vorderen (inneren) Augenwinkel genähert (Reptilien). Ersteres gilt z. B. für Anuren und Vögel, wo sie eine so stattliche Ausbildung erfährt, dass sie die ganze freiliegende Bulbusfläche zu überspannen im Stande ist. Bei Säugethieren liegt sie stets im vorderen (inneren) Augenwinkel und erscheint bei Primaten auf eine kleine halbmondförmige Falte (Plica semilunaris) reducirt, d. h. sie figurirt hier in der Reihe der rudimentären Organe.

c) Drüsen.

Die Drüsen zerfallen in drei Abtheilungen: 1) die **Thränendrüse** (Glandula lacrimalis), 2) die **Harder'sche** oder **Nickhautdrüse** (Glandula Harderiana) und 3) die **Meibom'schen Drüsen**.

Alle drei dienen dazu, die freiliegende Bulbusfläche feucht zu halten und eindringende Fremdkörper fortzuschwemmen.

Bei Fischen und Dipnoërn[2]) scheint das äussere Medium dieser Aufgabe in ausreichendem Masse zu genügen, allein schon bei dem Versuch der Wirbelthiere, das Leben im Wasser mit einem terrestrischen

---

1) Bei Schlangen und Ascalaboten verwächst das untere Augenlid mit dem oberen zu einer vor dem Auge liegenden durchsichtigen Haut („Brille"), welche bei der Häutung des Thieres mit abgestossen und immer wieder erneuert wird.

2) Während des Sommerschlafes von Protopterus genügt offenbar das von den Becherzellen der Haut gelieferte Secret für die Anfeuchtung der von der übrigen Haut nicht differenzirten Cornea.

zu vertauschen, war auch der erste Anstoss für die Entwicklung von secretorischen Apparaten im Bereiche des Auges gegeben.

So sehen wir schon bei Urodelen ein der ganzen Länge des unteren Augenlides folgendes, vom Conjunctivalepithel aus sich bildendes Drüsenorgan auftreten, und indem letzteres in der Gegend des vorderen und hinteren Augenwinkels an Ausdehnung gewinnt und die ursprüngliche Verbindungsbrücke zwischen beiden allmählich schwindet, gehen bei Reptilien zwei Drüsen daraus hervor, wovon sich jede in ganz bestimmter histologisch-physiologischer Richtung weiter differenzirt. Aus der einen wird die stets am vorderen Augenwinkel liegende, den Bulbus median- und ventralwärts mehr oder weniger weit umgreifende **Harder-sche-**, aus der andern wird die **Thränendrüse** (Fig. 192 *HH*[1], *Th*). Letztere behält ihre ursprüngliche Lage am hinteren Augenwinkel zeitlebens bei, ja bleibt sogar noch bis zu den Vögeln hinauf im Bereiche des unteren Augenlides und zugleich im Gebiet des II. Trigeminus liegen. Bei den Säugern macht sich bei ihr mehr und mehr das Bestreben geltend, in mehrere Portionen zu zerfallen und in den Bereich des oberen Augenlides einzurücken, so dass hier die Ausführungsgänge (Fig. 194 **) in den oberen Conjunctivalsack ausmünden. Gleichwohl finden sich auch hier noch bis zu den Primaten hinauf mehr oder weniger Ausmündungsstellen im unteren Conjunctivalsack und weisen so auf die ursprüngliche Lage der Thränendrüse zurück (Sardemann).

Das Secret ergiesst sich in der Regel durch mehrere Oeffnungen in den Conjunctivalsack und würde sich hier ansammeln, wenn es nicht durch

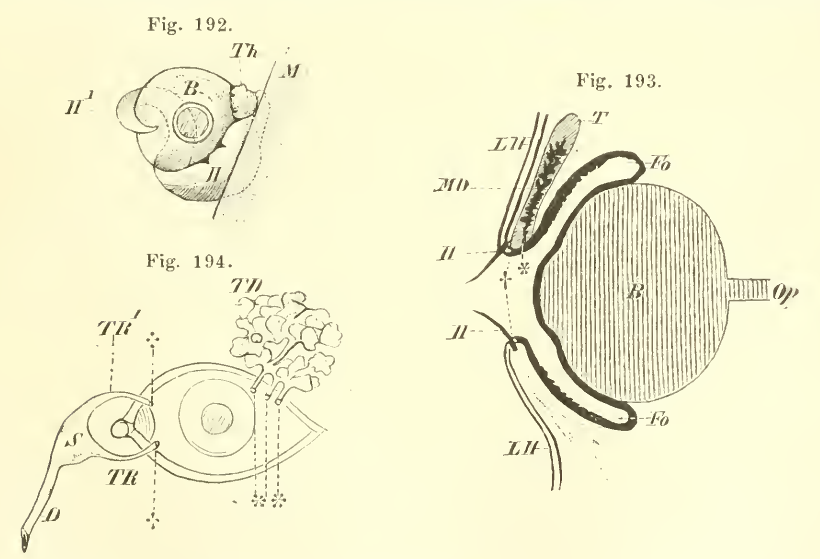


Fig. 192. Harder'sche Drüse (*H*, *H*[1]) und Thränendrüse (*Th*) von Anguis fragilis. *M* Kaumuskeln, *B* Bulbus oculi.

Fig. 193. Senkrechter Durchschnitt durch das Säugethierauge, schematische Darstellung. *Op* N. opticus, *B* Bulbus oculi, *Fo*, *Fo* Fornix Conjunctivae, *LH*, *LH* äussere Haut der Augenlider, welche sich am freien Lidrand bei † in die Conjunctiva umschlägt, *T* Tarsus mit eingelagerter Meibom'scher Drüse (*MD*), welche bei * ausmündet. *H*, *H* Wimperhaare.

Fig. 194. Schematische Darstellung des Thränen-Apparates eines Säugethiers. *TD* Thränendrüse, in mehrere Portionen zerfallen, ** Ausführungsgänge derselben, †† Puncta lacrimalia, *TR*, *TR*[1] Thränenröhrchen, *S* Thränensack, *D* Ductus naso-lacrimalis.

den Lidschlag in der Richtung gegen den inneren Augenwinkel fortgeschafft würde. Dort, dicht vor der Caruncula lacrimalis, am Rande des oberen und unteren Augenlides, liegen die oft auf kleinen Papillen sitzenden Puncta lacrimalia, welche hie und da, wie z. B. bei Nagern, Sauriern und Vögeln, schlitzartig gespalten sein können. Von diesen erstrecken sich quer gegen die Nasenwurzel herüber kurze Gänge, welche in den sogenannten Thränensack einmünden (Fig. 194, *TR*, *TR*, *S*)[1]).

Von hier aus gelangt dann die Thränenflüssigkeit in den schon beim Geruchsorgan in genetischer und anatomischer Beziehung ausführlich geschilderten Ductus naso-lacrimalis (Fig. 194 *D*), welcher bei Säugern unter der Concha inferior in die Nasenhöhle mündet.

Eine wohl differenzirte Harder'sche Drüse findet sich von den ungeschwänzten Amphibien an in guter Entwicklung durch die ganze Thierreihe hindurch bis zu den Säugethieren hinauf. Bis vor kurzer Zeit hat man sie den Primaten abgesprochen, allein sie ist zusammt einem in die Nickhaut eingebetteten Knorpel bei gewissen Negerstämmen des centralen Africas von Giacomini nachgewiesen worden. Hier liegen also noch primitivere Verhältnisse vor, als bei der kaukasischen Rasse.

Die zu der Gruppe der Talgdrüsen gehörenden **Meibom'schen Drüsen** sind auf die Säugethiere beschränkt und liegen hier als baumförmig verästelte Schläuche oder traubenförmige Massen in die Substanz des oberen Augenlides eingebettet. Sie münden am freien Lidrand aus und produciren ein fettiges Secret.

Bei Cetaceen sind nicht nur die Meibom'schen Drüsen, sondern auch die Thränendrüse sammt Thränenpunkten und Thränenröhrchen vollkommen verschwunden und auch die Nickhaut ist rudimentär. Eine Harder'sche Drüse ist vorhanden, und dazu kommt noch ein mächtiges, unter der Conjunctiva palpebralis liegendes, Drüsenstratum („Conjunctivaldrüsen").

Bei Phoca und Hippopotamus ist die Thränendrüse stark rückgebildet. Thränenleitende Wege fehlen gänzlich, und ähnlich verhält es sich bei Lutra vulgaris.

Alle diese Rückbildungen sind unter dem Einfluss des Wasserlebens entstanden zu denken.

Literatur.

E. Berger. *Beiträge zur Anatomie des Sehorganes der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. VIII.* 1882.

Th. W. Engelmann. *Ueber Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen der Netzhaut unter dem Einflusse des Lichtes und des Nervensystems. Comptes rendus der VIII. Sitzung des internationalen medicinischen Congresses. Kopenhagen* 1884.

C. Giacomini. *Annotazioni sulla anatomia del Negro (Esistenza della ghiandola d'Harder in un Boschimane. Duplicità della cartilagine della Plica semilunaris ect.). Atti della R. Accademia delle Scienze di Torino. Vol. XXII.* 1887.

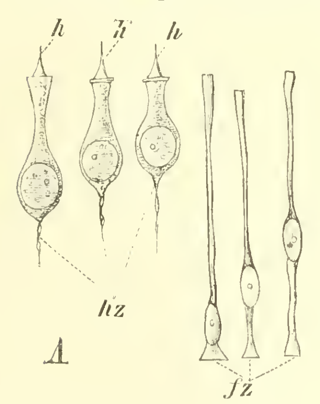
C. Heinemann. *Beiträge zur Anatomie der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV.* 1877.

1) Von geradezu monströser Entwicklung sind die Thränendrüsen der Seeschildkröten (Chelonia).

L. Kessler. *Zur Entwicklung des Auges. Leipzig* 1877.
R. Leuckart. *Organologie des Auges. In: A. Graefe und Th. Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde. I. Band: Anatomie und Physiologie.*
W. Manz. *Entw.-Gesch. des menschl. Auges. Ebendaselbst.*
H. Müller's *gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges. Herausgegeb. von O. Becker. Leipzig* 1872.
E. Sardemann. *Die Thränendrüse. Preisschr. Freiburg i/B.* 1884 (*veröffentlicht in den Berichten der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i/B.* 1887). *Auszug im Zool. Anz.* 1884.
M. Schulze. *Die Retina. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig* 1871.
G. Schwalbe. *Lehrb. d. Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen* 1887.
Vergl. auch die Arbeiten von **A. Dogiel** *im Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII, sowie im Anat. Anz. Jahrg. III.* 1888.

Gehörorgan.

Ich habe schon bei der Betrachtung der Neuroepithelien des Geschmacks- und Geruchsorganes auf gewisse Beziehungen zu den Hautsinnesorganen der Fische und Amphibien hingewiesen. Daran ist nun auch beim Gehörorgan wieder zu erinnern, denn hier wie dort handelt es sich um eine Entstehung des Sinnesepithels vom Integument, d. h. vom Ektoderm her. Dieses senkt sich in der Gegend des primitiven Hinterhirns jederseits in die Tiefe und schnürt sich später in Form eines Bläschens von der Oberfläche ab. Das auskleidende Epithel differenzirt sich in die uns längst bekannten länglichen Sinneszellen (Hörzellen)



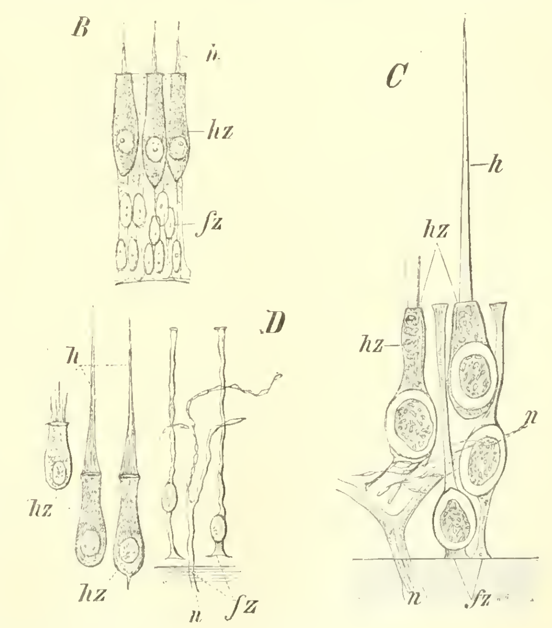


Fig. 195. Isolirte Elemente aus dem häutigen Gehörorgan. Nach G. Retzius. *A* aus der Macula acustica communis von Myxine glutinosa, *B* aus der Macula acustica neglecta von Raja clavata, *C* aus der Crista acustica einer Ampulle von Siredon mexicanus, *D* aus der Crista acustica der vorderen Ampulle von Rana esculenta.

hz Haarzellen, welche an ihrem freien Ende das Haar *h* tragen, *fz* Fadenzellen, *n*, *n* Nerv, in Theilung begriffen. Auf der linken Seite von *D* ist das Haar abgebrochen und in seine einzelnen Fasern aufgelöst

und die indifferenten bandartigen Stützzellen. Erstere stehen mit Nerven in Verbindung und tragen an ihrem freien Ende einen Haarbesatz.

Wie die andern höheren Sinnesorgane, so liegt auch das Gehörorgan der Wirbelthiere stets im Bereiche des Kopfes, und zwar zwischen der Trigeminus- und Vagusgruppe. Beim Fötus zeigt sich die erste Anlage rechts und links vom Nachhirn (Fig. 196 *LB*), und nachdem sich, wie oben schon angedeutet, das Bläschen jederseits vom Ektoderm abgeschnürt und sich mit dem vom Gehirn auswachsenden N. acusticus verbunden hat, rückt es bald tiefer in das mesodermale Gewebe des Schädels herein, verliert dann seine ursprüngliche birnförmige oder rundliche Form und theilt sich in zwei Abschnitte, die man als **Utriculus** (Sacculus ellipticus) und **Sacculus** (Sacculus sphaericus s. rotundus) bezeichnet und die anfangs durch eine sehr weite Communicationsöffnung (Canalis utriculo-saccularis) (Fig. 197, *cus*) mit einander in Verbindung stehen (Fig. 197 *u*, *s*). Aus ersterem, welcher die Pars superior des häutigen Gehörorgans darstellt, differenziren sich die sogen. **halbcirkelförmigen Canäle** oder **Bogengänge**, aus letzterem, welcher einer Pars inferior entspricht, der schlauchförmige, stets an der medialen Seite emporsteigende **Recessus vestibuli** (Aquaeductus vestibuli s. Ductus endolymphaticus) und die **Schnecke** (**Cochlea**) (Fig. 197).

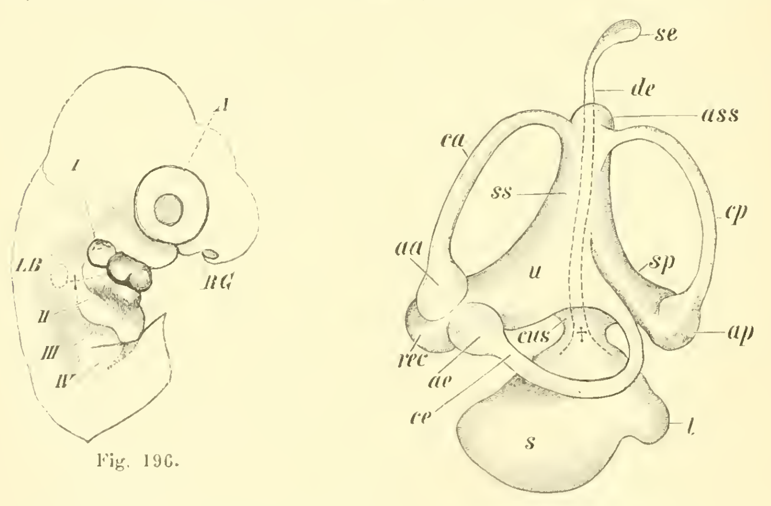


Fig. 196. Fig. 197.

Fig. 196. Vorderer Körperabschnitt eines Hühner-Embryos. Theilweise nach Moldenhauer. *RG* Primitive Riechgrube, *A* Auge, *I—IV* erster bis vierter Kiemenbogen, † Stelle, wo sich der äussere Gehörgang zu bilden anfängt, *LB* Labyrinthbläschen (Primitives Gehörbläschen) durch die Körperdecken durchschimmernd.

Fig. 197. Halbschematische Darstellung des häutigen Gehör-Organes (Labyrinthes) der Wirbelthiere. Von aussen gesehen.

u Utriculus, *rec* Recessus utriculi, *sp* Sinus posterior utriculi, *s* Sacculus, *l* Recessus sacculi (lagena), *cus* Canalis utriculo-saccularis, *de*, *se* Ductus und Saccus endolymphaticus, wovon der erstere bei † aus dem Sacculus entspringt, *ss* Sinus utriculi superior, *ass* Apex sinus utriculi superioris, *ca*, *ce*, *cp* Canalis semicircularis anterior, externus und posterior, *aa*, *ae*, *ap* die zu diesen Canälen in Beziehung stehenden Ampullen.

Dieser ganze, sehr complicirte Apparat stellt das häutige Gehörorgan oder das **häutige Labyrinth** dar. Dieses wird erst se-

cundär von mesodermalem Gewebe umwachsen, und zwar handelt es sich anfangs zwischen beiden um eine unmittelbare Berührung, später aber bildet sich zwischen ihnen eine, die innersten Mesodermschichten betreffende Resorptionszone aus.

Dadurch entsteht ein Hohlraum, welcher das häutige Labyrinth formell ebenso genau repetirt, wie dies von Seiten des später verknorpelnden oder verknöchernden, peripher davon gelegenen Mesodermgewebes geschieht. In Folge dessen kann man ein **häutiges** und ein **knöchernes Labyrinth** und zwischen beiden einen von lymphartiger Flüssigkeit erfüllten Hohlraum (**Cavum perilymphaticum**) unterscheiden. Der ebenfalls ein Fluidum enthaltende Binnenraum des häutigen Labyrinthes wird **Cavum endolymphaticum** genannt.

Um nun noch einmal auf die Bogengänge zurückzukommen, so sind sie, abgesehen von den Cyclostomen, stets in der Dreizahl vorhanden und liegen immer in rechtwinklig zu einander stehenden Ebenen. Man unterscheidet einen vorderen (sagittalen), hinteren (frontalen) und äusseren (horizontalen) Bogengang. Der erstere, sowie der letztere entspringt mit blasenförmiger Erweiterung, in Form einer sog. Ampulle, an demjenigen Theil des Utriculus, welchen man als Recessus utriculi bezeichnet. Auch der hintere Bogengang entsteht mit einer Ampulle (Fig. 197).

Was nun die anderen Enden der Bogengänge anbelangt, so mündet dasjenige des horizontalen mit trichterartiger Erweiterung selbständig in den Utriculus ein, diejenigen des vorderen und hinteren Ganges dagegen fliessen in eine gemeinschaftliche, mit dem Utriculus in offener Communication stehende Röhre, in die sogen. Bogencommissur (Sinus utriculi superior) zusammen (Fig. 197).

Was endlich die Vertheilung der Zweige des N. acusticus, beziehungsweise den Sitz der Sinnesepithelien[1]) betrifft, so kommen dabei folgende Punkte des häutigen Labyrinthes in Frage: 1) die drei Ampullen der Bogengänge, wo die Hörzellen auf leistenartig ins Lumen vorspringenden Prominenzen (Cristae acusticae)[2]) sitzen; 2) der Utriculus, wo sich eine grosse „Macula acustica“ findet, welche sich in den Recessus utriculi, sowie in den Sacculus, beziehungsweise in die von letzterem ausgehende Schneckenanlage, d. h. in den Recessus cochleae (lagena) fortsetzt. Dazu kommt endlich 3) noch die von G. Retzius entdeckte Macula acustica neglecta. Bei Fischen, Vögeln und Reptilien liegt sie dicht am Boden des Utriculus, ganz nahe dem Canalis utriculo-saccularis, bei Amphibien dagegen hat sie ihre Lage an der Innenseite des Sacculus. Bei Säugethieren und dem Menschen unter-

---

1) Im Bereich der verschiedenen Nervenplatten finden sich bei sämmtlichen Wirbelthieren und auch bei vielen Wirbellosen Concretionen von vorwiegend kohlensaurem Kalk. Diese sogen. **Otolithen** oder **Gehörsteinchen**, welche sich im Innern der den betreffenden Binnenraum auskleidenden Epithelzellen entwickeln und später frei werden, zeigen die mannigfachsten Form- und Grössenverhältnisse. Die grössten und massivsten finden sich bei Teleostiern. Sie stellen entweder durch das ganze häutige Gehörorgan hindurch eine zusammenhängende Masse dar oder sind sie gruppenweise angeordnet. In physiologischer Beziehung ist nichts Sicheres darüber bekannt; vielleicht handelt es sich dabei um Erhaltung des Körpergleichgewichtes.

2) Die Cristae acusticae entstehen in Form von ovalen Epithelwülsten schon im primitiven Gehörbläschen, ehe von den Bogengängen auch nur eine Spur vorhanden ist. Sie kommen also erst secundär in die Ampullen zu liegen (v. Noorden).

liegt sie einer allmählichen Reduction, beziehungsweise einem vollständigen Schwund. Ursprünglich unter sich in Zusammenhang stehend, lösen sich die verschiedenen Abtheilungen der Sinnesplatte, d. h. der Macula acustica, später von einander los und stellen schon von den Teleostiern an selbständige Maculae acusticae dar[1]).

An den Maculae acusticae, mit Ausnahme der Macula neglecta, sind die Hörhaare verhältnissmässig kurz und stecken in eigenthümlichen Deckmembranen, welche mehr oder weniger mit Otolithenkrystallen oder auch mit harten Concretionen (Teleostier) versehen sind. In den Cristae acusticae sind die Haare viel länger (Fig. 195 C, D) und ragen weit ins Lumen der Ampulle herein. Sie stecken in keinen eigentlichen Deckmembranen, und was man früher als solche unter dem Namen der „Cupula terminalis" beschrieben hat, ist kein präformirtes Gebilde, sondern durch die Präparation entstanden.

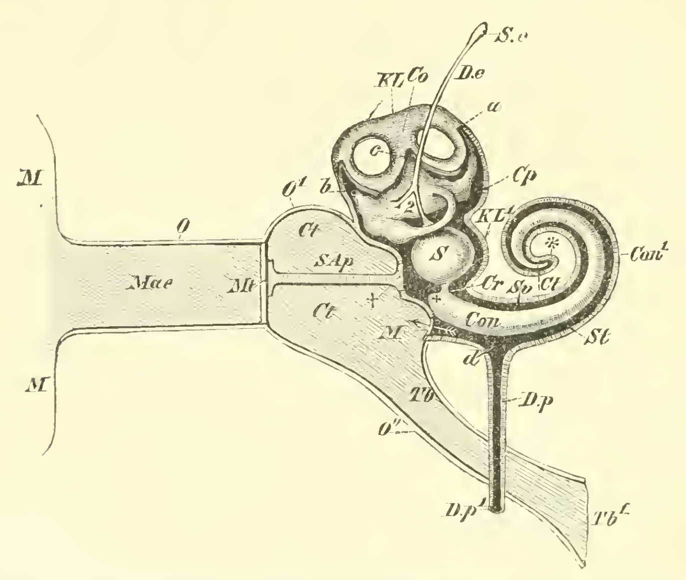


Fig. 198. Schematische Darstellung des gesammten Gehör-Organs vom Menschen. Aeusseres Ohr: *M*, *M* Ohrmuschel, *Mae* Meatus auditorius externus, *O* Wand desselben, *Mt* Membrana tympani. Mittelohr: *Ct*, *Ct* Cavum tympani, *O*¹ Wand desselben, *SAp* schallleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist. Die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschliesst, *M* Membrana tympani secundaria, welche die Fenestra rotunda verschliesst, *Tb* Tuba Eustachii, *Tb*¹ ihre Einmündung in den Rachen, *O''* ihre Wand. Inneres Ohr mit zum grössten Theil abgesprengtem, knöchernem Labyrinth (*KL*, *KL'*), *S* Sacculus. *a*, *b* die beiden verticalen Bogengänge, wovon der eine (*b*) durchschnitten ist, *c*, *Co* Commissur der Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths, *S.e*, *D.e* Saccus und Ductus endolymphaticus, wovon sich der letztere bei 2 in zwei Schenkel spaltet, *Cp* Cavum perilymphaticum, *Cr* Canalis reuniens, *Con* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofblindsack erzeugt, *Con*¹ knöcherne Schnecke, *Sv* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Cupula terminalis (*Ct*) in einander übergehen, *D.p* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei *D.p*¹ ausmündet. — Der horizontale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

1) Von allen Theilen der Pars superior des häutigen Labyrinthes wird einzig und allein die Ampulle des hinteren Bogenganges von einem Zweig des Nervus cochlearis versorgt, alle übrigen vom Nervus vestibularis.

Je höher wir nun in der Wirbelthierreihe emporsteigen, einen desto grösseren Antheil sehen wir das Mesoderm an der Bildung des Gehörorganes gewinnen. Anfangs, d. h. bei Fischen, noch dicht unter den äusseren Schädeldecken gelegen, und so für die theils durch die Kiemendeckel-Schilder fortgeleiteten, theils durch die Kiemenhöhle resp. das Spritzloch eindringenden Schallwellen sehr gut zugänglich, sehen wir es später immer weiter von der Oberfläche ab- und in die Tiefe rücken. Daraus entspringt mit Nothwendigkeit die Schaffung neuer Wege, welche die Zuleitung der Schallwellen ermöglichen. Kurz es kommt zu einem, von der Oberfläche nach der Tiefe führenden Canalsystem, nämlich zu dem sogen. **äusseren Gehörgang,** zu einer unter dem Namen der **Paukenhöhle** (**Cavum tympani**) bekannten, von den **Ossicula auditiva** eingenommenen erweiterten Partie, sowie endlich zu einer röhrenartigen Verbindung der letzteren mit dem Rachen (**Ohrtrompete, Tuba Eustachii**). Dieses ganze Canalsytem, das auf der Grenze zwischen äusserem Gehörgang und Paukenhöhle durch eine schwingungsfähige Membran, das **Trommelfell**, in zwei Abschnitte, einen äusseren und inneren, zerlegt wird, liegt an Stelle der in embryonaler Zeit vorhandenen ersten Kiemenspalte, oder, was dasselbe besagen will, an Stelle des bei manchen Fischen vorhandenen Spritzloches. Von den Reptilien und Vögeln an finden sich auch schon die ersten Andeutungen einer **Ohrmuschel,** doch kommt letztere erst bei Säugern zur vollen Entfaltung.

Fische und Dipnoër.

Abgesehen von den bei **Cyclostomen** vorkommenden und z. Th. schwer zu deutenden Abweichungen (Rückbildungen?), folgt das häutige Gehörorgan der Fische dem soeben entwickelten Grundplan und dies gilt auch für alle höheren Wirbelthiere. Allerorts (die einzige Ausnahme machen die Lophobranchier und Orthagoriscus Mola) treffen wir einen Zerfall in eine, in ihren Hauptzügen überall gleich bleibende Pars superior und eine mehr und mehr sich differenzirende sowie eine immer höhere Entwicklung und physiologische Bedeutung erreichende Pars inferior. Erstere wird durch den Utriculus mit den Bogengängen, letztere durch den Sacculus mit der Schnecke dargestellt. Letztere ist bei Fischen nur ein ganz kleiner, knopfförmiger Anhang des Sacculus („Lagena"), welcher mit der Hauptmasse des Sacculus durch den Canalis sacculo-cochlearis in offener Verbindung ist. Auch Utriculus und Sacculus stehen, wenn auch nicht immer, durch den Canalis sacculo-utricularis noch in Communication.

Im Gegensatz zu den Petromyzonten, wo noch alle Maculae acusticae miteinander zusammenhängen, besitzen alle Teleostier, Ganoiden und Selachier je eine getrennte Macula im Recessus utriculi, im Sacculus und in der Lagena; dazu kommt noch die Macula neglecta. In den Ampullen sitzen die früher schon erwähnten Cristae acusticae.

Aus Figur 199 ist zu ersehen, dass sich der Hörnerv der Teleostier in drei Hauptzweige theilt. Der eine geht zu den Ampullen des vorderen und äusseren Bogenganges und zum Utriculus, der zweite zur hinteren Ampulle, der dritte endlich zum Sacculus und

zu der Lagena. Dazu kommt noch der zur Macula neglecta ziehende Ramus neglectus, welcher sich vom Ramus ampullae posterioris abzweigt.

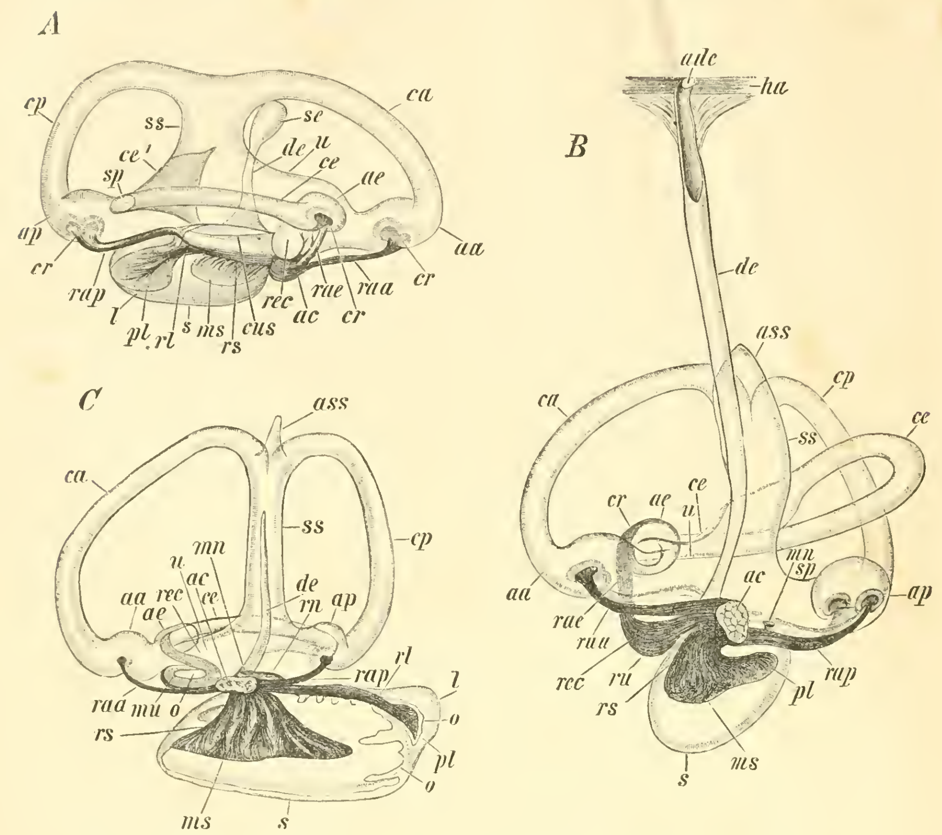


Fig. 199. Häutiges Gehörorgan der Fische. Nach G. Retzius.

A von Acipenser sturio, von aussen gesehen,
B von Chimaera monstrosa, von innen gesehen.
C von Perca fluviatilis, von innen gesehen.

u Utriculus, *ss* Sinus utric. superior, *sp* Sinus utriculi posterior, *ass* Apex sinus superioris, *rec* Recessus utriculi, *aa* Ampulla anterior, *ae* Ampulla externa, *ap* Ampulla posterior, *ca* Canalis anterior, *cp* Canalis posterior, *ce*, *ce* Canalis externus, *s* Sacculus, *cus* Canalis utriculo-saccularis, *de* Ductus endolymphaticus, welcher sich bei *ade* nach aussen durch die Haut *h* öffnet, *se* Saccus endolymphaticus, *l* Lagena cochleae, *mu* Macula acustica recessus utriculi, *cr* Crista acustica amp., *ms* Macula acustica sacculi, *mn* Macula ac. neglecta, *pl* Papilla acustica lagenae, *ac* N. acusticus, *raa* Ramulus ampullae anterioris, *rae* Ramulus ampullae externae, *rap* Ramulus ampullae posterioris, *ru* Ramulus recessus utriculi, *rs* Ramulus sacculi, *rl* Ramulus lagenae, *rn* Ramulus neglectus, *o* Otolithen (des Recessus utriculi, des Sacculus und der Lagena).

Bei den Elasmobranchiern kann man drei verschiedene Typen des Gehörorgans unterscheiden, nämlich den Typus der Holocephalen, der Haie und der Rochen. Alle drei bilden Seitenlinien der von uns aufgestellten Grundform des Gehörorganes, und zwar hat sich dasjenige der Rochen am meisten, das der Holocephalen am wenigsten davon entfernt (Fig. 199 **B**). Bei diesen Abweichungen spielt die Abtrennung des Recessus utriculi vom Utriculus und von der vorderen und äusseren Ampulle

und dessen Communication mit dem Sacculus (Canalis recesso-saccularis) eine grosse Rolle.

Bei **Chimaera** ist noch keine Lagena differenzirt und ihre Papilla hängt noch mit der Macula ac. sacculi zusammen. Bei Haien und Rochen ist eine deutliche Lagena vorhanden und ihre Papilla ist bei den Rochen deutlicher von der Macula ac. sacculi getrennt. — Ueber den merkwürdigen Ductus endolymphaticus, welcher sich frei an der Schädelfläche öffnet (Fig. 199 **B** *de*, *ade*), soll später berichtet werden.

Beziehungen des Gehörorgans zur Schwimmblase der Fische.

Sie finden sich bei vier Teleostierfamilien: 1) bei den Siluroiden, 2) bei den Gymnotiden, 3) bei den Characiniden, 4) bei den Cyprinoiden.

Bei allen handelt es sich um einen einheitlichen, unveränderlichen Grundplan bei der Herstellung einer Knochenkette („Weber'scher Apparat") zwischen dem Vorderende der Schwimmblase einer- und dem Gehörorgan andrerseits, wodurch dem Fische die verschiedenen Füllungszustände seiner Schwimmblase zum Bewusstsein gebracht werden.

Jene Kette geht aus der Umwandlung gewisser Theile (obere Bogen, Dorn- und Querfortsätze?) der vier vordersten Wirbel und Rippen hervor, und man kann vier Gliedstücke unterscheiden, welche, von vorne nach hinten gezählt, mit den unpassenden Namen Stapes, Claustrum, Incus und Malleolus bezeichnet werden.

Alle diese Knöchelchen liegen in einem System von Hohlräumen, welche von Aussackungen der Dura mater gebildet werden, sich längs der Wirbelsäule nach hinten gegen die Schwimmblase erstrecken und wohl auch von jener ölartigen Flüssigkeit erfüllt werden, wie sie sich im Cavum cranii findet.

Was das Gehörorgan der **Dipnoër** betrifft, so ist es im Allgemeinen nach dem Fischtypus gebaut und zwar zeigt es durch den Abschluss des grossen Recessus utriculi vom Utriculus und von der Ampulle des sagittalen und horizontalen Bogenganges, sowie durch dessen Verbindung mit dem Sacculus die nächste Verwandtschaft mit dem der Selachier und besonders der Chimären (G. Retzius).

Amphibien.

Wenn sich auch hier ein Anschluss an Dipnoër und Fische nicht verkennen lässt, so existiren doch gewisse bemerkenswerthe Unterschiede. Diese betreffen vor allem die Lagena, welche sich — und dies gilt namentlich für die Anuren — immer mehr von dem Lumen des Sacculus emancipirt, und eine immer höhere Entwicklungsstufe erreicht.

Den ersten Anfängen einer Papilla acustica basilaris cochleae begegnet man bei Salamandrinen, und sie ist sogar spurweise auch schon bei Menopoma und Siredon pisciformis nachzuweisen. Hier wie dort aber liegt die betreffende Nervenstelle noch innerhalb der Lagena, es handelt sich also noch um keine wirkliche Pars basilaris mit Knorpelrahmen. Eine solche, d. h. eine Membrana basilaris im Sinne der höheren Verte-

braten, erscheint erst bei den Anuren, bei welchen die sehr verdickte Wand der Cochlea eine kleine eigenthümliche Ausbuchtung erfährt. In dieser findet sich eine scharf umschriebene Stelle, welche von einer in einen Knorpelrahmen eingelassenen Membran (Membrana basilaris) überspannt wird.

Somit tritt zu den obgenannten Nervenendstellen der Fische im Gehörorgan der höheren Amphibien noch eine weitere hinzu, nämlich die Papilla acustica basilaris cochleae.

Was als ein weiterer Fortschritt den Fischen gegenüber aufzufassen ist, das ist das Auftreten einer aus der Wand der knöchernen Gehörkapsel der Urodelen sich herausschnürenden Knorpelplatte, die der Platte des Steigbügels der höheren Vertebraten entspricht und die Fenestra ovalis verschliesst (vergl. den Urodelenschädel). Einer Paukenhöhle mit einem noch ganz im Niveau der äusseren Haut liegenden Trommelfell (Membrana tympani) und einer in den Rachen mündenden Tuba Eustachii begegnet man erst in der Reihe der Anuren und hier hat auch der schallleitende Apparat schon eine höhere Ausbildung gewonnen.

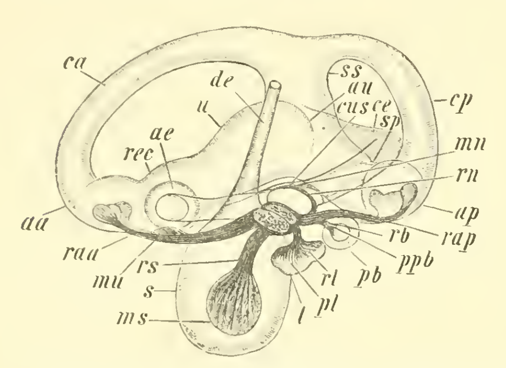


Fig. 200. Häutiges Gehörorgan von Rana esculenta, von innen. Nach G. Retzius. *u* Utriculus, *au* Apertura utriculi, *ss* Sinus utriculi superior, *sp* Sinus utriculi posterior, *rec* Recessus utriculi, *aa* Ampulla anterior, *ae* Ampulla externa, *ap* Ampulla posterior, *a* Canalis anterior, *ce* Canalis externus, *cp* Canalis posterior, *s* Sacculus, *de* Ductus endolymphaticus, *l* Lagena cochleae, *pb* Pars basilaris cochleae, *cus* Canalis utriculo-saccularis, *mu* Macula ac. recessus utriculi, *ms* Macula ac. sacculi, *mn* Macula ac. neglecta. *pl* Papilla ac. lagenae, *ppb* Papilla ac. basilaris, *raa* Ramulus amp. anterioris, *rap* Ramulus amp. posterioris, *rs* Ramulus sacculi, *rn* Ramulus neglectus, *rl* Ramulus lagenae, *rb* Ramulus basilaris.

Während bei Urodelen, zumal bei Perennibranchiaten und Derotremen, die Bogengänge niedergedrückt und flach erscheinen, erheben sie sich viel höher bei Anuren. Die Bogengang-Commissur ist bei allen Amphibien kurz und gedrungen; der Sacculus dagegen erreicht bei Urodelen eine im Verhältniss zur Pars superior des Labyrinthes so bedeutende Grösse und Rundung, wie dies bei Fischen nirgends der Fall ist; bei Anuren erfährt er zu Gunsten der Cochlearausbuchtung eine bedeutende Reduction.

Das Gehörorgan der **Gymnophionen** zeigt einen rudimentären Charakter, und Nervenendstellen sind nirgends nachgewiesen. Auch der Hörnerv scheint verkümmert zu sein. Im Uebrigen weicht das Organ von demjenigen der übrigen Amphibien nicht ab.

Reptilien und Vögel.

Auch hier, wo wir bei den Cheloniern in manchen Beziehungen Anschlüsse an das Gehörorgan der Urodelen treffen, beziehen sich die

Hauptveränderungen auf die Schnecke, und wir können hiebei eine regelmässige Fortentwicklung von den Cheloniern und Ophidiern bis zu den Sauriern und Crocodiliern constatiren. Bei den ersteren, wie eben bemerkt, noch auf sehr niederer Entwicklungsstufe stehend, wächst die Schnecke immer weiter canalartig aus (**Ductus cochlearis**) und erfährt schliesslich bei Crocodiliern und Vögeln eine Krümmung sowie eine schwache Spiraldrehung. Hand in Hand damit geht eine immer schärfere Differenzirung der Membrana basilaris und der Papilla acustica basilaris. Beide strecken sich mehr und mehr in die Länge und zugleich ist eine **Scala tympani** und **vestibuli** schon deutlich angelegt.

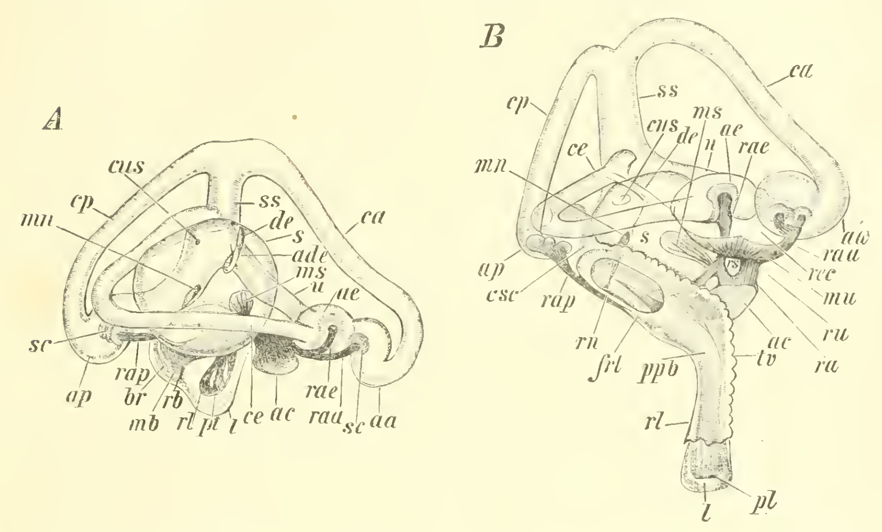


Fig. 201. ***A*** Häutiges Gehörorgan von Lacerta viridis, von aussen gesehen. ***B*** Dasselbe von Alligator mississippiensis. Nach G. Retzius. *u* Utriculus, *ss* Sinus utric. superior, *rec* Recessus utriculi, *aa* Ampulla anterior, *ae* Ampulla externa, *ap* Ampulla posterior, *ca* Canalis anterior, *ce* Canalis externus, *cp* Canalis posterior, *s* Sacculus, *de* Ductus endolymphaticus, *ade* Apertura ductus endolymph., *l* Lagena cochleae, *cus* Canalis utriculo-saccularis, *csc* Canalis sacculo-cochlearis, *frt* Foramen recessus scalae tympani, *tv* Tegmentum vasculosum, *ms* Mac. ac. sacculi, *mn* Macula ac. neglecta, *mu* Macula ac. recessus utriculi, *pl* Papilla ac. lagenae, *ppb* Papilla ac. basilaris, *ac* N. acusticus, *ra* Ramus anterior desselben, *rau* Ramulus amp. anterioris, *rae* Ramulus amp. externae, *rap* Ramulus amp. posterioris, *ru* Ramulus recessus utriculi, *br* Ramulus basilaris, *rs* Ramulus sacculi, *rn* Ramulus neglectus, *rl* Ramulus lagenae, *sc* Septum cruciatum, *mb* Membrana basilaris.

Die Lagena stellt bei Crocodiliern und Vögeln nur noch ein taschenförmiges Anhängsel der Cochlea dar; gleichwohl aber erreicht die Papilla basilaris noch nicht den histologischen Bau des Corti'schen Organs der Säugethiere. Die obere vordere Wand hat sich zu einer Membrana Reissneri entwickelt. Der Sacculus ist viel kleiner geworden als bei Cheloniern und Sauriern, und dies gilt am meisten für die Vögel. Eine minimale Macula neglecta persistirt bei Vögeln.

Bei den Sauriern trifft man die allerverschiedensten Typen des Gehörorgans; manche sind, was die Membrana basilaris betrifft, kaum höher entwickelt als die Ophidier (Phrynosoma, Pseudopus, Anguis).

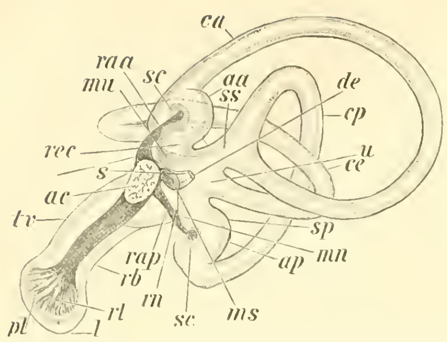


Fig. 202. Häutiges Gehörorgan von Turdus musicus, von innen gesehen, nach G. Retzius. *u* Utriculus, *ss* Sinus utriculi superior, *sp* Sinus utriculi posterior, *rec* Recessus utriculi, *aa* Ampulla anterior, *ap* Ampulla posterior, *ca* Canalis anterior, *ce* Canalis externus, *cp* Canalis posterior, *s* Sacculus, *de* Ductus endolymphaticus, *l* Lagena cochleae, *tv* Tegmentum vasculosum, *mu* Macula ac. recessus utriculi, *ms* Macula ac. sacculi, *sc* Septum cruciatum, *mn* Macula ac. neglecta, *pl* Papilla ac. lagenae, *ac* N. acusticus, *raa* Ramulus amp. anterioris, *rap* Ramulus amp. posterioris, *rn* Ramulus neglectus, *rb* Ramulus basilaris, *rl* Ramulus lagenae.

Bei Iguana ist schon ein Fortschritt gegen Lacerta und die übrigen höheren Saurier hin zu bemerken; die Membrana basilaris ist mehr in die Länge gezogen und die Lagena mit ihrer Papille tritt mehr in den Hintergrund. Bei Acantias und Platydactylus sind diese Verhältnisse noch weiter gediehen und Plestiodon sowie Egernia endlich vermitteln durch ihre noch höhere Entwickelungsstufe eine Verbindung mit den Crocodiliern. So existirt also eine fortlaufende, ununterbrochene Entwicklungsreihe.

Hatteria zeigt im Bau ihres Gehörorgans vieles Auffallende und Merkwürdige; sie nimmt deshalb eine Sonderstellung ein und Aehnliches gilt auch für Chamaeleo.

Indem also die Schnecke dem Sacculus gegenüber eine immer grössere Selbständigkeit gewinnt, unterliegt der Sacculus selbst bei den verschiedenen Typen den allergrössten Form- und Grösseschwankungen. So ist er z. B. bei Vögeln in der Regel sehr klein, dagegen sehr voluminös bei Sauriern (Lacerta).

Die Communicationsöffnung zwischen Utriculus und Sacculus besteht fort, doch erfährt sie eine immer grössere Beschränkung, und dasselbe gilt auch für die Oeffnung zwischen Sacculus und Cochlea. Letztere kann zu einem Canal ausgezogen sein (Canalis reuniens), und dies gilt insbesondere für die Vögel, welche durch die Crocodilier mit den Sauriern verbunden werden. Immerhin aber stellen sie im Bau ihres Gehörorgans einen einheitlichen Typus dar, der namentlich durch die besondere Anordnung des hoch geschwungenen vorderen und hinteren Bogenganges und die umgekehrte Einmündung desselben in den Sinus superior (Bogen-Commissur) charakterisirt ist.

Bei niederen Typen (Schwimmvögel) ist dies noch weniger ausgesprochen als bei höheren, und es wäre sehr interessant, dieses Verhältniss bei den Pinguinen und Struthionen festzustellen, insofern hier wichtige Anschlüsse an die Reptilien erwartet werden dürfen.

Säuger.

Säuger. Den Anschluss an die Reptilien, oder besser vielleicht, an die Postreptilien vermitteln die Monotremen, deren Gehörorgan in Manchem demjenigen der Crocodilier und Vögel ähnelt.

Gleichwohl ist über die Phylogenie des Säuger-Gehörorganes bis jetzt nichts Sicheres bekannt und weitere, ausgedehnte Studien sind nöthig. Die Schnecke erfährt hier ihre höchste Entwicklung, indem sie zu einem langen Rohr auswächst, das sich beim Menschen in beinahe 3, bei Säugethieren aber von $1\,{}^1/_2$ (Cetaceen) bis zu 4 und mehr Spiraltouren [1]) aufthürmt. In dieser Spiralwindung der Schnecke sowie in ihrem feineren histologischen Bau liegt das am meisten charakteristische Merkmal des Gehörorgans der Säugethiere.

Der Hörnerv bildet die Axe der Spirale. Entsprechend den starken Krümmungen der Schnecke erscheint auch die Papilla acustica oder, wie sie bei Säugern heisst, das **Corti'sche Organ**, weit in die Länge gezogen, und die von ihm eingenommene Partie der häutigen

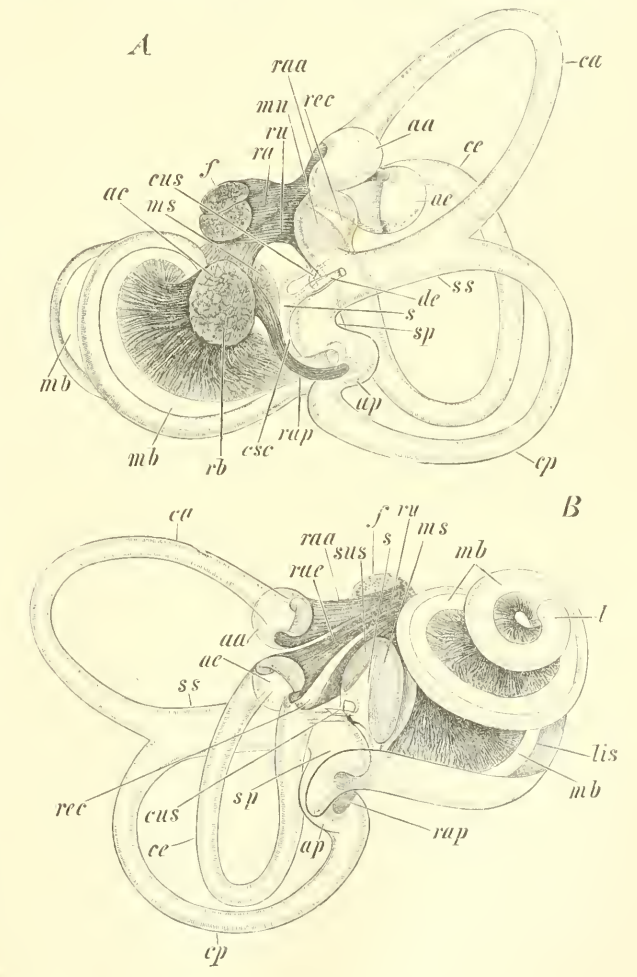


Fig. 203. Häutiges Gehörorgan des Kaninchens, *A* von innen, *B* von aussen gesehen. Nach G. Retzius.

ss Sinus utriculi superior, *sp* Sinus utriculi posterior, *rec* Recessus utriculi, *aa* Ampulla anterior, *ae* Ampulla externa, *ap* Ampulla posterior, *ca* Canalis anterior, *ce* Canalis externus, *cp* Canalis posterior, *s* Sacculus, *sus* Sinus utricularis sacculi, *de* Ductus endolymphaticus, *cus* Canalis utriculo-saccularis, *csc* Canalis reuniens Henseni, *l* Lagena, *mu* Macula ac. rec. utriculi, *ms* Macula ac. sacculi, *ac* N. acusticus, *ra* Ramus anterior N. acustici, *ru* Ramulus rec. utriculi, *raa* Ramulus amp. anterioris, *rae* Ramulus amp. externae, *rap* Ramulus amp. posterioris, *rb* Ramulus basilaris, *f* N. facialis, *mb* Membrana basilaris, *lis* Ligamentum spirale.

1) Das Kaninchen hat $2\frac{1}{2}$, der Ochse $3\frac{1}{2}$, das Schwein fast 4 und die Katze 3 Schneckenwindungen. Uebrigens schwankt die Schnecke nach Getsalt und Richtung bei einzelnen Typen sehr bedeutend, und dies gilt auch für den Sacculus, sowie für alle Theile der Pars superior des häutigen Gehörorganes.

Schneckenwand wird Basilarmembran, die gegenüberliegende Wand Membrana Reissneri genannt. Ich werde gleich noch einmal darauf zurückkommen.

Die Communicationsöffnung zwischen der Pars superior und inferior des häutigen Gehörorgans, also zwischen Sacculus und Utriculus, ist bei Säugern vollends ganz geschwunden und beide Theile stehen nur noch indirect, nämlich durch den an seiner Einpflanzungsstelle in das häutige Labyrinth in zwei Aeste gespaltenen Ductus endolymphaticus in Verbindung. Der eine Ast senkt sich nämlich in den Utriculus, der andere in den Sacculus ein.

Was den schallleitenden Apparat betrifft, so erscheint die Membrana tympani in postembryonaler Zeit tief in den äusseren Gehörgang zurückgezogen. Im Cavum tympani liegen, im Gegensatz zu den Sauropsiden, wo es sich nur um eine einzige Knochensäule (Columella) handelt, drei resp. vier zu einer Kette gelenkig vereinigte, zwischen dem Trommelfell und der Fenestra ovalis ausgespannte Gehörknöchelchen, nämlich der Hammer, der Amboss, das Linsenbein und der Steigbügel. [Ueber ihre Entwicklung vergl. den Säugethier-Schädel].

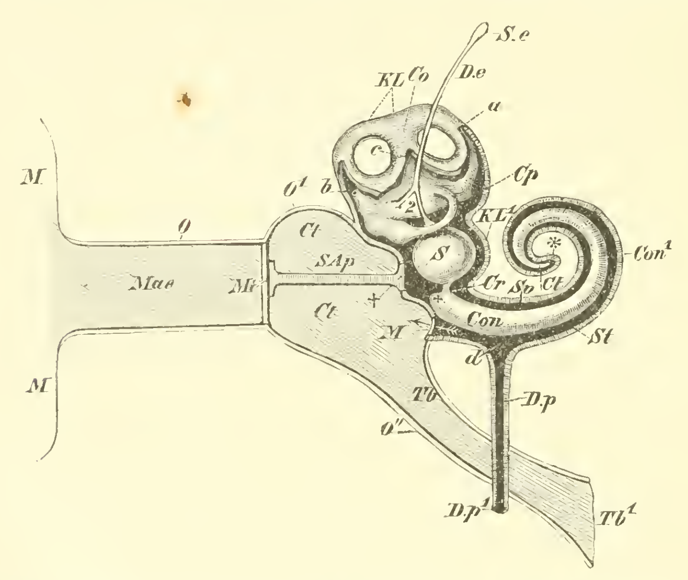


Fig. 204. Schematische Darstellung des gesammten Gehör-Organs vom Menschen. Aeusseres Ohr: *M*, *M* Ohrmuschel, *Mae* Meatus auditorius externus, *O* Wand desselben, *Mt* Membrana tympani. Mittelohr: *Ct*, *Ct* Cavum tympani, *O* [1] Wand desselben, *SAp* Schallleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist. Die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschliesst, *M* Membrani tympani secundaria, welche die Fenestra rotunda verschliesst, *Tb* Tuba Eustachii, *Tb*[1] ihre Einmündung in den Rachen, *O''* ihre Wand. Inneres Ohr mit zum grössten Theil abgesprengtem, knöchernem Labyrinth (*KL*, *KL'*), *S* Sacculus, *a*, *b* die beiden verticalen Bogengänge, wovon der eine (*b*) durchschnitten ist, *c*, *Co* Commissur der Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths, *S.e*, *D.e* Saccus und Ductus endolymphaticus, wovon sich der letztere bei 2 in zwei Schenkel spaltet, *Cp* Cavum perilymphaticum, *Cr* Canalis reuniens, *Con* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofblindsack erzeugt, *Con*[1] knöcherne Schnecke, *Sv* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Cupula terminalis (*Ct*) in einander übergehen, *D.p* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei *D.p*[1] ausmündet. Der horizontale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

Knöchernes Labyrinth und die Schnecke der Säugethiere.

Nicht überall ist die Umschliessung des häutigen Labyrinths von Seiten der Hartgebilde des Kopfskeletes dieselbe; gleichwohl aber spricht man in der ganzen Thierreihe, wie früher schon angedeutet, von einem häutigen und knöchernen Labyrinth und bezeichnet die einzelnen Partieen des letzteren mit den Namen der unterliegenden, häutigen Theile. Bei Säugethieren ist eine knöcherne Labyrinthkapsel, welche durch eine Knochenleiste unvollständig in zwei, den Sacculus und Utriculus umschliessende Abtheilungen, zerfällt, schon vor der Verknöcherung des übrigen Schläfenbeins vorhanden. Im Gegensatz

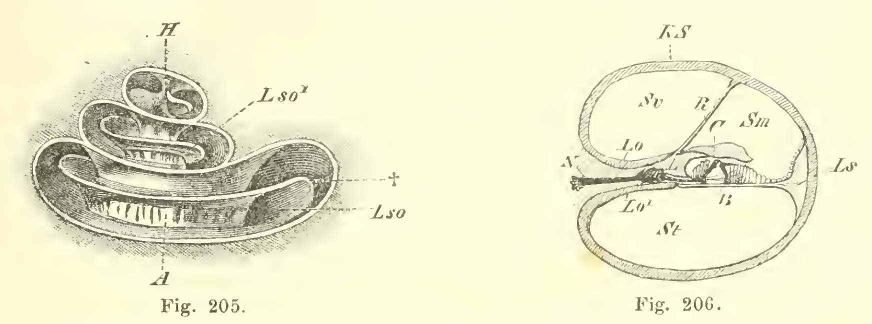


Fig. 205. Fig. 206.

Fig. 205. Knöcherne Schnecke des Menschen. *A* Axe, *Lso*, *Lso*¹ Lamina spiralis ossea, deren freier, von den Acusticusfasern durchbohrter Rand bei † sichtbar ist, *H* Hamulus.

Fig. 206. Querschnitt durch den Schneckencanal eines Säugethieres, Schema. *KS* Knöcherne Schnecke, *Lo*, *Lo*¹ die beiden Blätter der Lamina spiralis ossea, zwischen welchen bei *N* der N. acusticus (sammt Ganglion links von *L*) verläuft, *L* Limbus laminae spiralis, *B* Membrana basilaris, auf welcher die Neuro-Epithelien liegen, *R* Membrana Reissneri, *Sv* Scala vestibuli, *St* Scala tympani, *Sm* Scala media (häutige Schnecke), *C* Membrana Corti, *Ls* Ligamentum spirale.

dazu steht die unvollständige, medianwärts nur durch einen fibrösen Vorhang vom Schädelcavum abgeschlossene Gehörkapsel der Teleostier, Chimären, Ganoiden und Dipnoër. Sie liegt also hier nur in einer Knorpel- resp. Knochenbucht, auf deren zum Theil sehr complicirte Zusammensetzung (Teleostier und Knochen-Ganoiden) ich schon bei der Anatomie des Schädels hingewiesen habe.

Ich wende mich jetzt zu einer specielleren Darstellung der **Säugethierschnecke,** die wir bis jetzt nur in ihrem häutigen Abschnitt kennen gelernt haben. Die knöchernen Hüllmassen des häutigen Labyrinths erzeugen eine knöcherne Axe, woran man eine untere (Modiolus oder Spindel), eine mittlere (Columella) und eine obere (Lamina modioli) Partie unterscheiden kann. Rings um diese Axe windet sich in Spiraltouren eine Knochenlamelle (Lamina spiralis ossea), welche in die Höhlung der Schneckenwindung vorspringt, ohne jedoch die gegenüberliegende Wand direct zu erreichen. Sie wird vielmehr durch zwei lateralwärts divergirende Lamellen fortgesetzt, und diese

sind nichts anderes, als die oben schon erwähnte Membrana basilaris und -Reissneri, d. h. die zwei, mit einander einen Winkel erzeugenden Wände des häutigen Schneckenrohres. Die dritte Wand des letzteren wird durch einen Abschnitt der lateralen Circumferenz des knöchernen Schneckenrohres ergänzt. Die so im Querschnitt annähernd dreieckig erscheinende häutige Schnecke heisst auch Ductus cochlearis oder Scala media. Es erhellt daraus, dass letztere das Lumen der knöchernen Schnecke lange nicht ausfüllt, sondern dass noch zwei Räume übrig bleiben. Sie sind uns schon beim Gehörorgan der Vögel begegnet und werden als **Scala vestibuli** und **Scala tympani** bezeichnet (Fig. 204—207).

Beide gehören zum perilymphatischen System und stehen, der Scala media im Laufe folgend, über dem blinden Ende derselben, d. h. an der sogenannten Cupula terminalis, mit einander in offener Verbindung. Gegen die Paukenhöhle zu wird die Scala vestibuli durch das in die Fenestra ovalis eingelassene Glied der Gehörknöchelchen-Kette, nämlich durch den Steigbügel (Stapes), die Scala tympani dagegen durch die die Fenestra rotunda ausfüllende Membrana tympani secundaria abgeschlossen.

Nun liegt aber am Boden der knöchernen Schnecke, nicht weit entfernt von dem runden Fenster, eine Oeffnung und diese führt in einen engen Canal, der als **Aquaeductus cochleae** bezeichnet wird, und der das perilymphatische System mit den peripheren Lymphbahnen des Kopfes in Verbindung setzt [1]).

Eine ganz ähnliche Bedeutung hat der schon öfters erwähnte **Ductus endolymphaticus** s. **Aquaeductus vestibuli** für die im Innern des häutigen Gehörorganes eingeschlossene Endolymphe. Es ist dies eine uralte, schon von den niedersten Fischen (Myxinoiden) her vererbte Einrichtung, die in der Thierreihe zahlreiche Wandlungen und Modificationen erfährt. In seiner ursprünglichen Form stellt der endolymphatische Gang eine auf der medialen, dem Cavum cranii zugekehrten Wand des Sacculus entspringende und mit dem Sack-Lumen communicirende Röhre dar. Mit ihrem oberen Ende durchbohrt diese die mediale Wand der knorpeligen oder knöchernen Gehörkapsel, tritt dadurch in das Cavum cranii ein und endigt mit blasenförmiger Auftreibung (Saccus endolymphaticus) in der Dura mater. Es wird sich also hier um endosmotische Beziehungen zwischen dem endolymphatischen und dem epicerebralen Lymphraum handeln.

Bei Selachiern öffnet sich der Ductus endolymphaticus in der Hinterhauptsgegend frei am Schädeldach und steht mit dem äusseren Medium, d. h. dem Meerwasser, in offener Communication. Bei zahlreichen Reptilien kommt das letzte Ende dicht unter die Schädeldecken (Parieto-occipital-Naht) zu liegen, ja bei Ascalaboten verlässt der Gang sogar die Schädelkapsel, drängt sich zwischen die Nackenmuskeln hinein und schwillt im Bereich des Schultergürtels zu einem grossen, gelappten Sacke an, von dem sich wurstförmige Ausläufer bis zur Ventralfläche der Wirbelsäule und zum submucösen Gewebe des Pharynx hinunterziehen. Auch

1) Ein Ductus perilymphaticus lässt sich schon von den Reptilien an mit Sicherheit nachweisen. Er beginnt hier im Cavum perilymphaticum an der Aussenseite des Sacculus, zieht dann in einer tiefen Furche an der medialen Cochleawand vorüber, spannt sich über die Membrana basilaris (Scala tympani) hinweg, tritt durch das Foramen rotundum hindurch und geräth mit dem epicerebralen Lymphraum in Verbindung.

bis in die Orbita hinein kann sich das Canalsystem labyrinthisch verzweigen und stets ist es von einem zähflüssigen, aus minimalen Kalkkrystallen bestehenden, weissen Otolithenbrei erfüllt, wie dies für den Ductus endolymphaticus aller Vertebraten (in embryonaler Zeit wenigstens) gilt. (WIEDERSHEIM).

Bei Amphibien und auch bei gewissen Teleostiern können beide Gänge, unter starker, sackartiger Erweiterung, entweder nur an der dorsalen oder auch an der ventralen Circumferenz des Gehirns enge zusammentreten, so dass letzteres in einen förmlichen Kalkgürtel zu liegen kommt. Letzteres gilt z. B. für Anuren.

Bei Vögeln und Säugern handelt es sich nie um eine Ueberschreitung des Schädelraums und in formeller Beziehung stimmt hier der ganze Apparat mit der von mir gleich zu Anfang beschriebenen, schlauchartigen Grundform überein.

Histologie der Säugethierschnecke.

Die in der knöchernen Schneckenaxe verlaufenden Fasern des Hörnerven biegen im Laufe nach aufwärts seitlich ab und kommen in die zweiblätterige Lamina spiralis ossea zu liegen. An dem freien Rand der letzteren treten sie hervor und strahlen auf der Innenfläche der Basilarmembran in ihre Endfibrillen aus. Diese treten an die Sinnes- oder Hörzellen heran, und letztere sind zwischen den

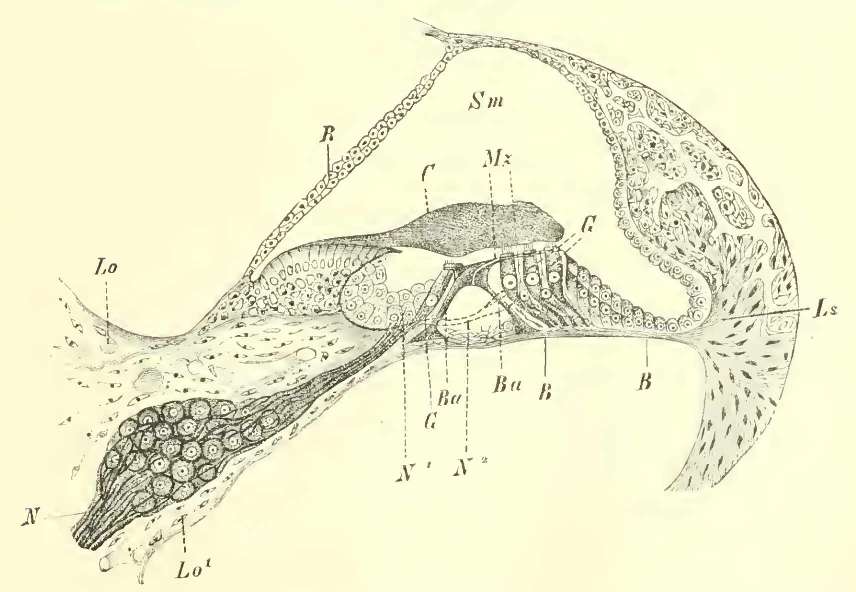


Fig. 207. Das Corti'sche Organ nach LAVDOWSKY. *Lo*, *Lo*¹ Die beiden Platten der Lamina spiralis ossea, *N* Gehörnerv mit Ganglion, N^1, N^2 der in seine Endfibrillen sich auflösende und zu den Gehörzellen (*G*, *G*) tretende Nerv, *Ba*, *Ba* Bacilli oder Stützzellen, *Mz* Membrana reticularis, *C* Corti'sche Membran, *Ls* Ligamentum spirale, in das die Basilarmembran ausstrahlt, *Sm* Scala media, *R* Reissner'sche —, *B*, *B* Basilarmembran.

resistenten Stütz- und Isolationszellen oder Bacilli wie in einem Rahmen ausgespannt. Von der Oberfläche der Bacilli aus zieht sich

eine starre, netzartig durchbrochene Haut (Membrana reticularis) lateralwärts und in deren Maschen sind die Endborsten der Hörzellen eingelassen. (Die Zahl der äusseren Hörzellen kann auf etwa 12000 veranschlagt werden.) Sie werden von einer, vielleicht als Dämpfer wirkenden, dicken, spröden Membran, der sog. Membrana tectoria s. Corti bedeckt, welche vom Labium vestibulare der Lamina spiralis ossea entspringt. Die Basilarmembran besteht in ihrer ganzen Ausdehnung aus hellen, fadenförmigen, sehr elastischen Fasern, deren man beim Menschen circa 16—20000 unterscheidet. Sie sind äusserst vibrationsfähig und können, da ihre Länge nach verschiedenen Regionen der Schnecke in ganz bestimmter Weise wechselt, als eine Art von Claviatur oder Harfe, d. h. als ein abgestimmter, der Klanganalyse fähiger Saitenapparat, aufgefasst werden, dessen Schwingungen auf die anlagernden Hörzellen übertragen und von dort mittelst der Nervenbahnen zum Gehirn fortgeleitet werden.

Was die Gefäss-Verhältnisse in der Säugethierschnecke anbelangt, so sind sie durch G. Schwalbe vom Meerschweinchen näher bekannt geworden. Die Scala tympani ist lediglich von venösen Gefässen umkreist („Scala venarum“), während die Scala vestibuli die arteriellen Gefässe birgt („Scala arteriarum“). Dadurch ist die nur durch die dünne Membrana basilaris vom Corti'schen Organ getrennte Scala tympani der Einwirkung arterieller Pulsationen, sowie überhaupt allen entotischen Erregungen vollständig entrückt; sämmtliche arteriellen Bahnen umkreisen also, wie oben schon erwähnt, die Scala vestibuli, welche ihrerseits vom Corti'schen Organe noch durch die Reissner-sche Membran und den ganzen Ductus cochlearis getrennt wird. Wenn nun schon hierin ein Schutzverhältniss gegenüber der Einwirkung von Blut-Geräuschen zu erblicken ist, so erfährt dasselbe dadurch noch eine weitere Steigerung, dass der arterielle Blutstrom innerhalb der Schnecke eine grosse Zahl von Glomeruli durchsetzen muss, wodurch er an Druck und Geschwindigkeit eine starke Einbusse erleidet.

Ein Vergleich mit den Glomeruli Malpighiani der Niere ist bezüglich des oben hervorgehobenen Punktes wohl erlaubt, im Uebrigen aber doch wohl nicht durchführbar, weil es sich bei letzteren um ungleich geringere Grössenverhältnisse (Capillaren) und um bipolare Wundernetze handelt, was beides für die Gehörschnecke der Säugethiere nicht zutrifft. Die Gefässe besitzen hier eine deutliche Muskelhaut und an Stelle eines einzigen Vas efferens 5—6 Vasa efferentia.

Zweifelsohne handelt es sich bei allen Säugethieren incl. Mensch um übereinstimmende Verhältnisse.

Aeusseres Ohr.

Das äussere Ohr, d. h. der äussere Gehörgang und die Ohrmuschel entstehen aus zwei, auf dem I. und II. Kiemenbogen auftretenden, den Rest der äusseren Kiemenspalte begrenzenden, hügeligen Prominenzen.

Schon frühzeitig tritt dabei eine mehr oder minder stark ausgeprägte Höckerreihe auf. Sie sitzt beim menschlichen Foetus theils am Unterkiefer, theils am Zungenbeinbogenwulst, theils an dem hinten liegenden Verbindungsstück zwischen beiden.

Jene Höcker werden, indem sie sich zu einem plumpen Ring zusammenschliessen, später zu den charakteristischen Protuberanzen der Ohrmuschel, d. h. zum sogenannten Tragus, Antitragus, zur Helix und Anthelix etc. (W. His).

Einem gut ausgebildeten, äusseren Gehörgang begegnen wir erst bei den Säugern, doch können auch schon Reptilien und Vögel Andeutungen davon besitzen.

Die ersten Spuren einer Ohrmuschel, und zwar in Form einer Hautfalte, findet man beim Crocodil. Bei Eulen ist eine bewegliche, häutige Klappe vorhanden. Eine eigentliche Ohrmuschel, und zwar nach Grösse und Form sehr stark variirend, treffen wir erst bei Säugern. Sie steht daselbst unter der Herrschaft zahlreicher Muskeln [Verengerer und Erweiterer], die da und dort, wie z. B. bei Primaten, in der Rückbildung begriffen sind und somit in die Reihe der rudimentären Organe gehören (vergl. die mimische Musculatur). Interessant ist, dass die bei manchen Affen zu einem spitzen Läppchen ausgezogene obere Circumferenz der Ohrmuschel auch hie und da beim Menschen zur Beobachtung kommt.

In functioneller Beziehung besitzt die Ohrmuschel, wie Experimente gezeigt haben, eine nur untergeordnete Bedeutung.

Literatur.

C. **Hasse**. *Die zahlreichen, über sämmtliche Hauptgruppen der Wirbelthiere sich erstreckenden Arbeiten dieses Autors finden sich theils in der Zeitschr. f. wiss. Zoologie (Bd. XVII und XVIII), theils in den „Anatomischen Studien". Leipzig* 1870—73.

V. **Hensen**. *Physiologie des Gehörs. In: Handbuch der Physiologie von L. Hermann. Abthl. Sinnesorgane. Leipzig* 1880.

Kuhn. *Vergl. die über das Gehörorgan der Fische, Amphibien und Reptilien sich erstreckenden Arbeiten dieses Autors in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. XVII. XX.*

W. **Moldenhauer**. *Die Entwicklung des mittleren und äusseren Ohres. Morph. Jahrb. Bd. III.* 1878.

G. **Retzius**. *Das Gehörorgan der Wirbelthiere. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm* 1881. *II. Das Gehörorgan der Reptilien, der Vögel und der Säugethiere. Stockholm* 1884.

R. **Wiedersheim**. *Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus etc. Morphol. Jahrb. Bd. I.* 1876.

W. **Salensky**. *Beitr. zur Entwicklungsgeschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugethieren. Morphol. Jahrb. VI.* 1880.

G. **Schwalbe**. *Lehrb. der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen* 1887.

Derselbe. Ein Beitrag zur Kenntniss der Circulationsverhältnisse in der Gehörschnecke. Festschrift zu Carl Ludwig's 70. *Geburtstag. Leipzig* 1886.

D. **Tataroff**. *Ueber die Muskeln der Ohrmuschel und einige Besonderheiten des Ohrknorpels. Arch. f. Anat. und Physiol.* 1887.

F. Organe der Ernährung.

Darmkanal und seine Anhänge[1]).

Der Darmkanal (Tractus intestinalis) stellt eine mit der Mundöffnung beginnende, den Leibesraum (Coelom) durchziehende und mit dem After endigende Röhre dar. Die Wandungen bestehen im Wesentlichen aus drei Schichten, einer inneren, d. h. aus der Schleimhaut (Mucosa), einer mittleren oder submucösen und einer äusseren oder musculären. Erstere, das sogen. Darmdrüsenblatt des Embryos, ist entodermaler Abkunft und lässt zahlreiche Drüsengebilde aus sich hervorgehen; dem entsprechend besitzt es sowohl secernirende als resorbirende Eigenschaften. Die zweite, aus adenoidem Gewebe bestehende Schicht dient im Wesentlichen als Trägerin der Blutgefässe und lymphoiden Apparate; die äussere endlich, das „Darmfaserblatt", zerfällt in der Regel in zwei, aus glatten Elementen bestehende Muskellagen, von denen die innere sich aus Ring-, die äussere aus Längsfasern zusammensetzt. Sie sorgen für die Bewegungen, für die Contractionen (Peristaltik) der Darmwand und erfüllen dabei die doppelte Aufgabe, den Nahrungsbrei mit der gesammten epithelialen Innenfläche, d. h. mit der Mucosa, in möglichst innige und allseitige Berührung zu bringen und ferner die nicht resorbirbaren Stoffe aus dem Körper hinauszuschaffen.

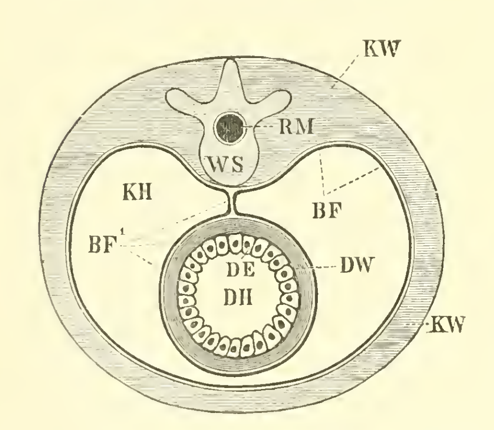


Fig. 208. Querschnitt durch den Wirbelthierkörper. Schema. *KW* Körperwand, *DW* Darmwand, *KH* Körperhöhle, *DH* Darmhöhle, *DE* die Zellen der Darmschleimhaut, *BF* das Bauchfell, welches den Leibesraum auskleidet, bei *BF*¹ den Darm überzieht und ihn an der Rückwand des Körpers befestigt, *WS* Wirbelsäule und *RM* Rückenmark im Querschnitt.

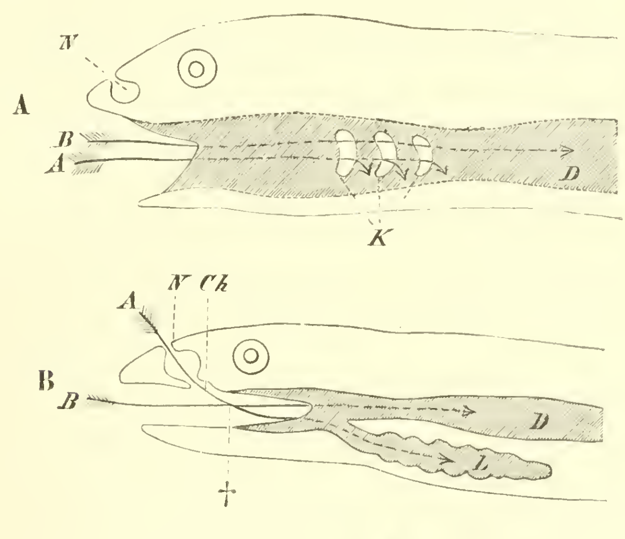
Nur am Anfangs- und Endstück des Darmrohres findet sich quergestreifte, unter dem Einfluss von Gehirn- resp. Spinalnerven stehende Musculatur.

Zu diesen drei Schichten der Darmwand kommt noch eine äussere, accessorische Umhüllungshaut, das **Bauchfell** (Peritoneum). Dies ist eine seröse, an ihrer freien Fläche mit Plattenepithelien überzogene Membran, welche den ganzen Leibesraum auskleidet, denselben zu einem grossen Lymphraum gestaltet und von der Körperinnenwand auf die inliegenden Eingeweide übergreift. So kann man ein wandständiges (parietales) und ein inneres (viscerales) Blatt

1) Bezüglich der Anlage des Darmrohres, des Ductus neuro-entericus und der Ernährungsverhältnisse des Embryos verweise ich auf die entwicklungsgeschichtliche Einleitung, sowie auf das über die Beziehungen zwischen Mutter und Frucht handelnde Capitel.

unterscheiden. Der Uebergang zwischen beiden wird durch das aus zwei Blättern bestehende **Mesenterium** dargestellt, und dieses dient nicht nur als Aufhängeapparat, sondern auch als Leitband für die von der Wirbelsäulengegend auf die Eingeweide übertretenden Gefässe und Nerven. Letztere entstammen weitaus ihrer grössten Masse nach dem sympathischen System. Es handelt sich also, wie wir gesehen haben, um ein grosses, von der Körperinnenwand ausgehendes Faltensystem, in das die Viscera gewissermassen eingestülpt sind.

Der vorderste Abschnitt des primitiven Darmrohres fungirt ebenso als **Nahrungsweg** wie auch als **Athmungshöhle**, und zwar beruht das Zustandekommen der letzteren auf folgenden zwei Einrichtungen. Es bildet sich eine Reihe hinter einander liegender taschenartiger Ausstülpungen der Schleimhaut, gegen welche sich das Ektoderm einsenkt, und welche schliesslich nach aussen durchbrechen. Zwischen den so gebildeten Oeffnungen liegen die uns vom Kopfskelet her bekannten Visceralbogen, in deren Bereich gewisse Einrichtungen



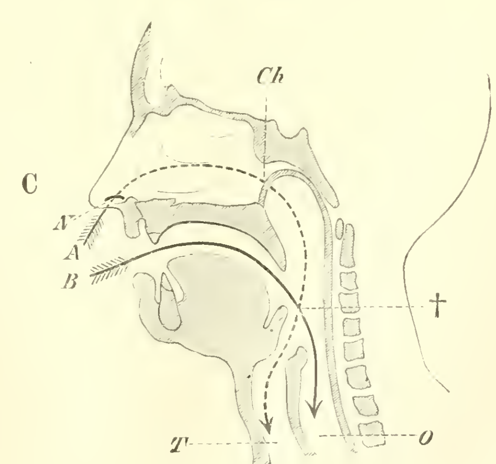


Fig. 209. Schematische Darstellung des Munddarmes der Fische (*A*), Amphibien, Reptilien (Vögel) (*B*) und Säuger (*C*).

N Eingang in die Nasenhöhle, *Ch* Choanen (hintere Nasenlöcher), *D* Darm, *K* Kiemenlöcher, *L* Lunge, *T* Trachea, *O* Oesophagus. Der mit *A* bezeichnete Pfeil deutet den Luft-, der mit *B* bezeichnete den Nahrungsweg an. Das † zeigt die Kreuzungsstelle beider an.

des Gefässsystemes entstehen, mittelst deren das vorbeiströmende Wasser einem beständigen Gaswechsel unterworfen wird. Kurz, es kommt zur Entwicklung von **Kiemen.**

Wenn auch letztere nur bei Fischen, Dipnoërn und wasserlebenden (resp. bei Larven von) Amphibien eine physiologische Rolle spielen, so stellt doch auch bei höheren Wirbelthieren, ehe es bei ihnen (Chelonier, Crocodilier) zur Bildung eines eigentlichen Gaumens kommt, der hinter den Choanen liegende, grosse Abschnitt des Cavum oris et pharyngis einen gemeinsamen Luft- und Nahrungsweg dar (Fig. 209 **A—C**).

Mit der Schaffung eines eigentlichen Gaumens nun scheidet sich bekanntlich die primitive Mundhöhle in ein oberes respiratorisches und ein unteres nutritives Cavum oder in eine Nasen- und in eine secundäre oder definitive Mundhöhle. Allein diese Trennung ist auch bei den höheren Wirbelthieren, wie bei den Säugern (Fig. 209 **C**), keineswegs eine absolute, insofern in jenem zweiten Abschnitt des Vorderdarmes, den man mit den Namen des Schlundkopfes (Pharynx) bezeichnet und der bei Säugethieren und Crocodiliern durch eine häutig-musculöse Falte, d. h. durch den sogenannten weichen Gaumen, von der Mundhöhle getrennt ist, Luft- und Nahrungsweg wieder eine Strecke weit gemeinsam sind. Erst vom Eingang in den Kehlkopf an sind und bleiben dann beide definitiv geschieden.

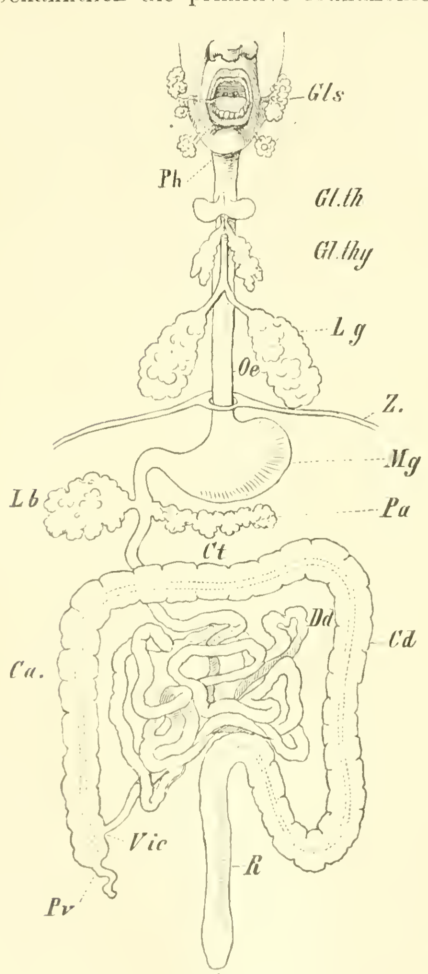


Fig. 210. Schematisches Uebersichtsbild über den gesammten Tractus intestinalis des Menschen. *Gls* Glandulae salivales, *Ph* Pharynx, *Gl.th* Glandula thyreoidea, *Gl.thy* Glandula thymus, *Lg* Lunge, *Oe* Oesophagus, *Z* Zwerchfell, *Mg* Magen, *Lb* Leber, *Pa* Pankreas, *Dd* Dünndarm (Mitteldarm), *Vic* Valvula ileo-colica, *Pv* Processus vermiformis, *Ca* Colon ascendens, *Ct* Colon transversum, *Cd* Colon descendens, *R* Rectum, *A* Anus.

Der Darmcanal sämmtlicher Wirbelthiere zerfällt in drei Hauptabschnitte, nämlich in den **Vorder-**, **Mittel-** und **Hinterdarm**. Ersterer reicht bis zur Einmündung des Gallenausführganges der Leber und lässt sich wieder in vier Unterabtheilungen zerlegen: in den Mund- oder Kopfdarm (Cavum oris), in den Schlundkopf (Pharynx), den Schlund (Oesophagus) und (falls ein solcher ausgebildet ist) in den Magen (Ventriculus). Der stets den grössten Abschnitt dar-

stellende Mitteldarm steht mit seinem Anfangsstück in wichtigen Beziehungen zur Leber (Hepar, Jecur) und zur Bauchspeicheldrüse (Pankreas). Er wird in der menschlichen Anatomie als Intestinum tenue (Dünndarm) oder auch als Jejunum und Ileum bezeichnet. Der Hinterdarm, das Intestinum crassum (Dickdarm) s. Colon der menschlichen Anatomie, kann in einen solchen im engeren Sinne und in einen End- oder Afterdarm (Rectum) zerfallen. Zwischen Vorder- und Mitteldarm, sowie zwischen diesem und dem Hinterdarm findet sich in der Regel eine stärkere, als Sphincter wirkende Anhäufung der Musculatur (Valvula pylorica und Valvula ileocolica s. Bauhini).

Der Verlauf des Darmcanales kann ein gerader oder mehr oder weniger gewundener sein. Im letzterem Falle wird es sich also um eine bedeutendere Ausdehnung desselben und in Folge dessen um eine Vergrösserung der resorbirenden, verdauenden Fläche handeln.

Eine nicht unerhebliche Steigerung dieses Verhaltens resultirt aus der häufig zu beobachtenden Erhebung der Mucosa zu Falten, Zotten und Papillen.

Ein Blick auf die Fig. 210 erläutert den dem menschlichen Tractus intestinalis und seinen Anhangsgebilden zu Grunde liegenden Bauplan. Alle jene Anhangsgebilde nehmen ihre erste Entstehung von der Darmschleimhaut aus, sie sind also epithelialer Abkunft und stellen entweder zeitlebens drüsige Organe dar oder bilden sie sich wenigstens nach dem Typus von Drüsen. Mesodermale Elemente treten erst secundär dazu.

Vom Munddarm angefangen, lassen sich folgende Appendicular-Organe des Darmes unterscheiden:

1) **Speicheldrüsen** (Glandulae salivales) (Fig. 210, *Gls*).
2) **Schleimdrüsen** (Glandulae muciparae).
3) **Die Schilddrüse** (Glandula thyreoidea) (*Gl.th*).
4) **Die Thymusdrüse** (Glandula thymus) (*Gl.thy*).
5) **Die Lungen** (Pulmones) (Schwimmblase) (*Lg*).
6) **Die Leber** (Hepar s. Jecur) (*Lb*).
7) **Die Bauchspeicheldrüse** (Pankreas) (*Pa*).

Dazu kommen noch die in die Darmwand eingebetteten **Magen- und Darmdrüsen** (Pepsin-, Lieberkühn'sche Drüsen etc.).

Vorderdarm.

1) Munddarm.

Abgesehen von Amphioxus und den Cyclostomen, wovon ersterer einen von Cirrhusstäben, letztere einen von einem Knorpelring umgebenen Mundeingang, d. h. einen Saugmund, besitzen, sind alle übrigen Vertebraten mit **Kieferbildungen** ausgerüstet.

Eigentliche, d. h. mit Muskeln versehene **Lippenbildungen** finden sich erst bei Säugern, und der zwischen ihnen und dem Kieferrand existirende Raum wird als Vorhof des Mundes (Vestibulum oris) bezeichnet. Er kann sich zu sog. Backentaschen aussacken, welche als Aufbewahrungsort für die Nahrung dienen (viele Affen und Nager).

Die fleischigen Lippen der Säugethiere, in Gemeinschaft mit den Backen sowie mit der beweglichen musculösen Zunge, ermöglichen das

Saugen und stehen auch in wichtiger Beziehung zur articulirten Sprache des Menschen. Die Cetaceen und Monotremen sind die einzigen Säugethiere, welche der Lippenbildungen gänzlich entbehren; ja bei den Monotremen sind die Kieferränder, ähnlich wie bei Vögeln und Cheloniern, von einer Hornscheide bekleidet (s. später).

Die **Organe der Mundhöhle** zerfallen in drei Abtheilungen, welche die **Zähne**, die **Drüsen** und die **Zunge** in sich begreifen.

Zähne.

Am Aufbau der Zähne betheiligt sich das äussere und das mittlere Keimblatt. Das Mundepithel wuchert in die Tiefe, bildet hier den sogenannten Schmelzkeim und trifft auf kuppelförmige Fortsätze des submucösen Bindegewebes, die man als Zahnkeime oder Zahnpapillen (Papillae dentium) bezeichnet. Beide Gewebselemente treten bald in innige Berührung mit einander und lassen in Folge eines sehr complicirten Differenzirungsvorganges die einzelnen Schichten des Zahnes aus sich hervorgehen. Diese sind, von dem freien Ende des Zahnes d. h. der Zahnkrone nach der Tiefe (Zahnwurzel) gezählt, folgende: der Zahnschmelz, das von einem feinen Canalsystem durchzogene Zahnbein (Elfenbeinsubstanz) und die Cementsubstanz (Fig. 212).

Die im Zahnfleisch steckende Zahnwurzel besitzt an ihrem unteren Ende eine kleine Oeffnung und diese führt in die Zahn- oder Pulpahöhle hinein (Fig. 212). Im Innern finden sich Gefässe und Nerven.

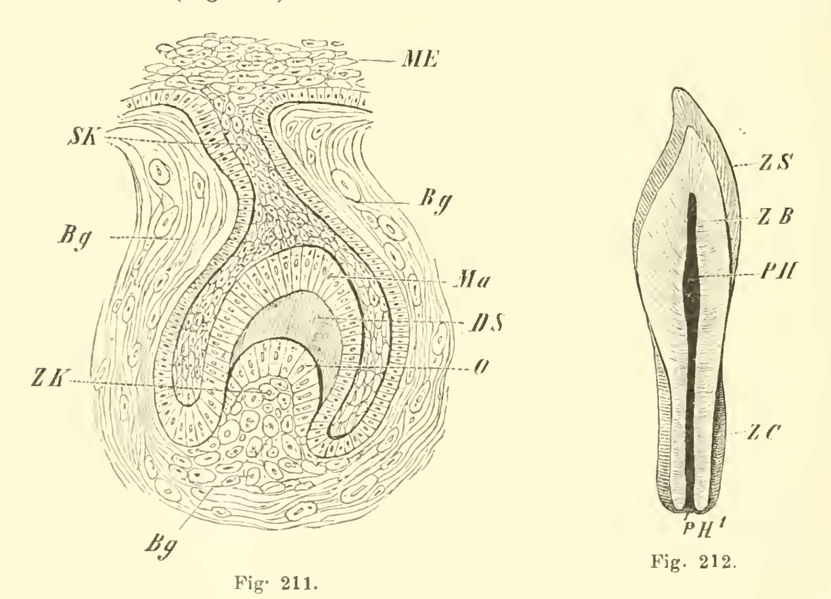


Fig. 211.

Fig. 212.

Fig. 211. Entwicklung eines Zahnes.

ME Mundepithel, *SK* Schmelzkeim, *ZK* Zahnkeim, *Ma* Membrana adamantina, *O* Odontoblasten, *DS* Dentinschicht, *Bg*, *Bg* Bindegewebe, welches das Zahnsäckchen liefert.

Fig. 212. Längsschnitt durch einen Zahn, halbschematisch.

ZS Zahnschmelz, *ZB* Zahnbein (Elfenbeinsubstanz), *ZC* Zahncement, *PH*[1] Eingang in die Pulpahöhle *PH*.

Während bei den unterhalb der Säugethiere stehenden Wirbelthieren der **Zahnwechsel** das ganze Leben hindurch vor sich geht, findet er bei jenen in der Regel nur einmal statt, d. h. das erste Gebiss, das sogen. **Milchgebiss**, wird nur einmal durch ein zweites, stärkeres und zugleich reicher ausgebildetes ersetzt („zweite Dentition"). Da nun gewisse Säuger, wie die Zahnwale[1]) und Edentaten, überhaupt keinem Zahnwechsel unterliegen, so werden diese als **Monophyodonten** den übrigen als **Diphyodonten** gegenübergestellt.

Wenn sich alle Zähne, wie dies z. B. für die Zahnwale gilt, formell gleich verhalten, so spricht man von einem **homodonten Gebiss** und stellt diesem das **heterodonte** gegenüber. Im letzteren Falle differenziren sich die Zähne in **Schneide-**, **Eck-** und **Backzähne**, und dieser Zustand stellt, wie das Studium des (häufig homodonten) Milchgebisses beweist, einen erst später erworbenen Zustand dar.

Bei den Robben und gewissen Fledermäusen geht der Zahnwechsel ausserordentlich früh vor sich, d. h. bei den meisten noch vor der Geburt. Die Milchzähne treten also gar nicht in Thätigkeit. Daraus ist zu schliessen, dass diese Thiere auf dem besten Wege sind, mit der Zeit jede Spur eines Milchgebisses zu verlieren.

Bei Nagern kommen alle möglichen Zustände des Milchgebisses vor; es kann sich dabei um eine Zahl der Milchzähne handeln, welche derjenigen der bleibenden Schneidezähne und Prämolaren gleich ist, oder tritt, wie beim Kaninchen, ein Milchgebiss überhaupt nicht mehr auf. Dasselbe gilt für die Insectivoren, wo der Igel die ganze Reihe der Milchzähne besitzt, während bei den Spitzmäusen noch gar keine nachgewiesen worden sind. Bei allen Marsupialiern und dem Meerschweinchen wird nur ein (Molar-) Zahnpaar in jedem Kiefer gewechselt.

Der Zahnwechsel ist stets mit einem Resorptionsprocess verbunden, der entweder nur im Bereich des „Sockels" (Fische, Amphibien, die meisten Reptilien) beziehungsweise der Zahnwurzel Platz greift, oder der sich auch, wie bei allen Säugethieren, auf die knöchernen Scheidewände erstreckt, welche die Alveolen der bleibenden Zähne von denen der Milchzähne trennt. Dabei hebt der von unten nachdrängende, bleibende Zahn den überliegenden Milchzahn, dessen Wurzel schliesslich vollkommen aufgesaugt ist, mehr und mehr in die Höhe, bis dieser schliesslich ausfällt, um dem bleibenden Zahne Platz zu machen.

Fische und Amphibien.

Die früher beim Skelet erwähnten Hautzähnchen sowie die Zähne der Mundhöhle sind, weil demselben Mutterboden entwachsen, homologe Bildungen. Bei den Teleostiern kann jeder die Mundhöhle begrenzende Knochen Zähne tragen, und dies gilt auch für das Zungenbein und die Kiemenbogen (Ossa pharyngea). Hier wie auf dem Parasphenoid finden sie sich oft in hechel- oder bürstenartiger Anordnung und dieses Verhalten sehen wir auch noch auf gewisse Urodelen vererbt (Fig. 213); im Allgemeinen

1) Bei den Embryonen der Balaenen legen sich gegen 100 Zähne im Ober- und Unterkiefer an; sie werden aber bald abortiv und an ihre Stelle treten die aus einer Wucherung des Oberkiefer-Epithels hervorgehenden Barten. Diese bestehen aus parallel liegenden Hornplatten, in deren Basis von der Mucosa aus lange, gefässreiche Fortsätze eindringen und so ihre Matrix vorstellen.

aber tritt bei Amphibien dem von Zähnen starrenden Fischschädel gegenüber eine bedeutende Beschränkung in der Zahl der Zähne auf und zugleich macht sich in ihrer Form ein durchaus einheitlicher Charakter bemerkbar.

Bei Fischen können die Zähne cylinder-, kegel- oder hackenförmig sein, oder sie werden meiselförmig, ähnlich wie die Schneidezähne der Säuger (Scarus und Sarginae), wieder bei andern bilden sie ein förmliches Pflaster, sind abgerundet und auf das Zerquetschen der Nahrung berechnet. Weiter kommen haarartig feine, borstenförmige (Chaetodonten) oder säbelförmige Zähne vor (Chauliodus).

Unter den ausgewachsenen Knorpelganoiden finden sich nur bei Scaphirhynchus und Polyodon Zähne. Bei Acipenser ruthenus treten sie nur in embryonaler Zeit auf und weisen so auf primitive Verhältnisse hin (ZOGRAFF.) Cyclostomen, Lophobranchier und die Salmonidengattung Coregonus entbehren der Zähne entweder vollständig, oder bestehen dieselben hier nur aus Hornsubstanz (Cyclostomen[1]).

Ein furchtbares Gebiss besitzen die Selachier, und zwar liegen die Zähne hier in der Umgebung der Mundspalte in vielen parallelen Reihen angeordnet.

Die Zähne der Amphibien sind basalwärts kegelartig verbreitert und sitzen einem Sockelstück auf. Gegen ihr oberes freies Ende zu werden sie schlanker, zeigen eine schwache Krümmung und laufen entweder in zwei (Salamandrinen, Anuren) oder, was das ursprünglichere Verhalten ist, nur in eine Spitze aus (Axolotl, Ichthyoden, Derotremen, Gymnophionen).

Was die Vertheilung der tief in der Schleimhaut steckenden Amphibienzähne betrifft, so finden sie sich in der Regel am Ober-, Zwischen- und Unterkiefer, sowie am Vomer und Palatinum. Die oben erwähnte Bezahnung des Parasphenoids ist verhältnissmässig selten und das Operculare des Unterkiefers ist nur bei Salamanderlarven und Proteus bezahnt. Bei den Larvenformen der Anuren finden sich Hornkiefer und Hornzähne, und ähnliche Bildungen trifft man auch bei Siren lacertina.

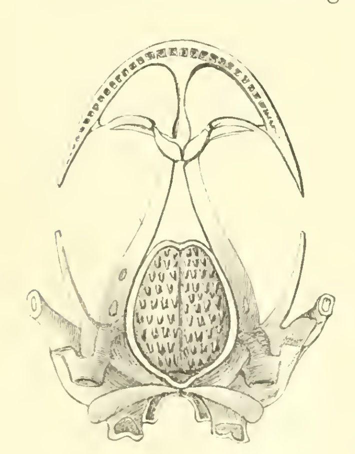


Fig. 213. Schädel von Batrachoseps attenuatus, Ventralseite, mit den Parasphenoidzähnen

Bei fossilen Amphibien trifft man sowohl nach Grösse als nach Form

1) Bei den Cyclostomen, und zwar speciell bei Myxine und Bdellostoma, unterscheidet man an jedem Zahn eine verhornte Aussenschicht, welche einem mehrschichtigen Epithelium aufsitzt. Die innerste Schicht besteht aus kegelförmigen Zellen, an deren verjüngtem Ende ein structurloser dentin- oder schmelzartiger Ueberzug zu constatiren ist. Das Centrum der Zähne wird von einer vascularisirten Pulpa eingenommen. Man kann sich des Gedankens nicht entschlagen, dass das Myxinoiden-Gebiss früher eine höhere Entwicklungsstufe, im Sinne der Gnathostomen, erreichte, und dass es im Laufe der Zeiten regressiv wurde (J. BEARD).

eine viel reichere Ausgestaltung. Bei manchen derselben zeigt das Dentin eine wellige, faltige Anordnung („Labyrinthodoten").

Reptilien.

Mit der zunehmenden Festigkeit und Solidität des Kopfskelets geht bei Reptilien eine stärkere Ausbildung und da und dort auch eine reichere Differenzirung des Gebisses Hand in Hand. Die Zähne sitzen entweder in einer medianwärts offenen Rinne des Unterkiefers und sind mit der äusseren Circumferenz ihrer Basis der Innenfläche desselben angewachsen (pleurodonte Saurier, Lacertilier, Scinke, Amphisbaenen u. a.), oder sitzen sie am oberen, freien Kieferrand (acrodonte Saurier), oder endlich stecken sie in Alveolen, wie bei Crocodiliern und zahlreichen fossilen Reptilien (thecodonte Reptilien). (Vergl. Fig. 214 ***A*** *a*, *b*, *c*). Ausser dem Unterkiefer sind auch

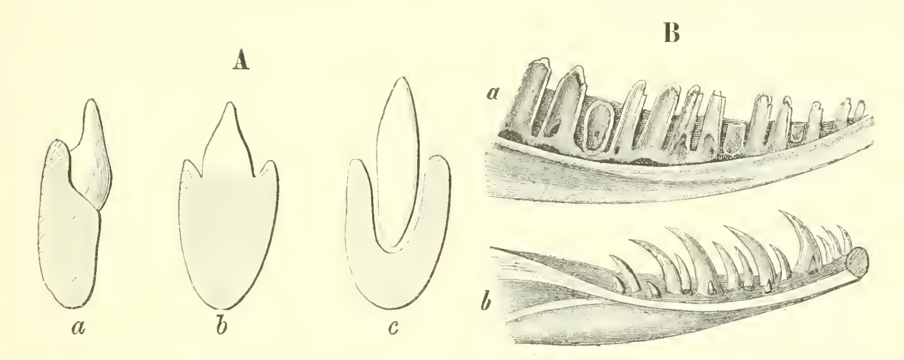


Fig. 214. *A* Drei Schemata für pleurodonte (a), acrodonte (b) und thecodonte (c) Saurier.
Ba Unterkiefer von Lacerta vivipara, *b* von Anguis fragilis, beide nach Leydig.

noch die Knochen des Gaumenapparates bezahnt, und zwar sind die Zähne, mit Ausnahme derjenigen der Lacertilier, wo sich zwei Spitzen finden, einspitzig [1]).

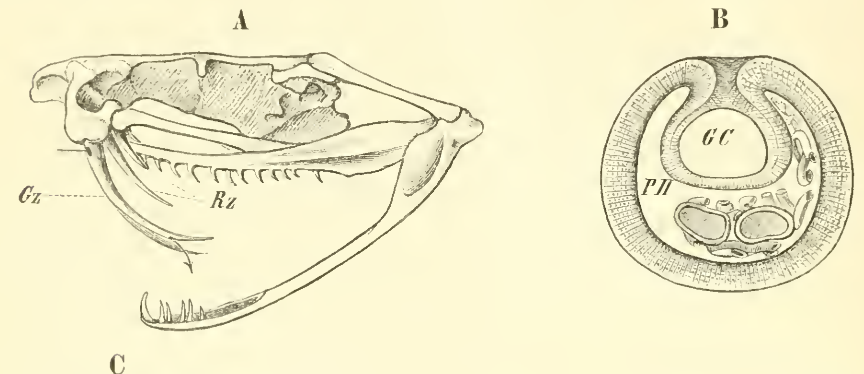
Dies gilt übrigens nicht in gleicher Weise für das Gebiss aller Reptilien, denn bei manchen, wie z. B. bei Hatteria, Uromastix spinipes, bei Agamen und zahlreichen fossilen Formen, wie namentlich bei denjenigen aus der Trias Südafrikas, kommt es schon zur Herausbildung eines heterodonten Gebisses, d. h. zu Schneide-, Reiss- und Molarzähnen.

Eine besondere Beachtung verdient das Gebiss der Giftschlangen, insofern sich bei ihnen eine wechselnde Anzahl von Oberkieferzähnen in Giftzähne differenzirt. So handelt es sich z. B. bei unserer Kreuzotter (Vipera berus und prester) jederseits um neun, in Quer-

1) Ein eigenthümlicher Zahn findet sich bei den Embryonen der Saurier, Blindschleichen und Nattern. Er sitzt, an Grösse vor seinen Nachbarn bedeutend hervorragend, in der Mitte des Zwischenkiefers, steht wagrecht zur Schnauze und dient dem Jungen zur Durchbrechung der Eischale („Eizahn"). Ein functionell gleichartiges Organ entwickelt sich auch bei Rana opisthodon.

reihen angeordnete Giftzähne; die stärkeren stehen nach aussen, die schwächeren Reservezähne wie im Schutze darunter (Fig. 215 ***A***).

Nur einer dieser Zähne ist mit dem Kieferknochen fest verbunden und besitzt ausser seiner eigentlichen Pulpahöhle noch einen, von letzterer halbringförmig umschlossenen Giftcanal (Fig. 215 ***B, C*** *GC*), dessen



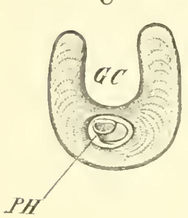


Fig. 215. Darstellung der Giftzähne. ***A*** Kopfskelet der Klapperschlange, ***B*** Querschnitt etwa durch die Mitte des Giftzahnes von Vipera ammodytes, ***C*** Querschnitt durch den Giftzahn von Vipera ammodytes nahe seinem vorderen Ende. ***B*** und ***C*** nach LEYDIG.

Gz Giftzahn, *Rz* Reservezähne, *GC* Giftcanal, *PH* Pulpahöhle.

obere, mit dem Giftdrüsencanal communicirende Oeffnung an seiner Basis liegt, während seine Ausmündung in kurzer Entfernung von der Zahnspitze getroffen wird. (Vergl. den Pfeil in Fig. 215 ***A***.)

Die Zähne der fossilen Vögel Amerikas (Odontornithes) sassen entweder in eigentlichen Alveolen (Ichthyornis) oder nur in Furchen (Hesperornis), ähnlich wie bei Ichthyosaurus. Der Zwischenkiefer war unbezahnt und scheint einen hornigen Schnabel besessen zu haben. Alle heutigen Vögel, sowie auch die meisten (oder alle?) des Tertiärs und Diluviums, sind zahnlos.

Säugethiere.

Die Differenzirung der Zähne in die verschiedensten Formen ist hier in Anpassung an die Lebensweise (Art, Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung) am weitesten gediehen.

Wir haben die verschiedenen Zahnformen somit als Modificationen eines einfachen, homodonten Gebisses aufzufassen, das ursprünglich aus lauter gleich grossen und gleich geformten, kegelförmigen Zähnen bestanden haben muss. (Vergl. hierüber die im Literatur-Verzeichniss aufgeführte, gedankenreiche Arbeit von E. D. COPE, The mechanical Origin of the Sectorial teeth of the Carnivora.)

Im Allgemeinen zerfallen die Zähne der Säugethiere in Schneide-, Eck- (Reiss-), Back- und Mahlzähne (Dentes incisivi,

Dentes canini, Dentes praemolares und molares). Alle stecken in wohl entwickelten Alveolen. Der Eckzahn (Dens caninus) ist nur als ein differenzirter, besonders bei Carnivoren zur Ausdildung gelangender Praemolarzahn aufzufassen, figurirt als erster Zahn vorne im Kiefer und schliesst sich somit an den äussersten (hintersten) ber Schneidezähne an, welche oben im Zwischenkiefer, unten rechts und links von der Symphysis mandibulae stehen. Auf die Eckzähne folgen nach rückwärts die Praemolares und auf diese, am meisten nach hinten im Kiefer liegend, die Molares (Fig. 216).

Die Schneidezähne sind meiselartig, die Eckzähne dagegen zeigen im Fall ihrer stärksten Entwicklung eine spitzkegelartige, mehr oder weniger gekrümmte Form; die Praemolares und Molares, abgesehen von denjenigen der Carnivoren, wo sie scharf schneidende Kronen besitzen und also nicht mahlend oder quetschend, sondern scheerenartig gegen einander wirken, zeichnen sich durch starke und breite Kronen aus, welche an ihrer Oberfläche mehr oder weniger abgeflacht sind oder einen mehr höckerigen Bau zeigen. So finden sich beim Menschen und bei vielen Thieren vier Höcker an den vier Ecken der Zahnkrone.

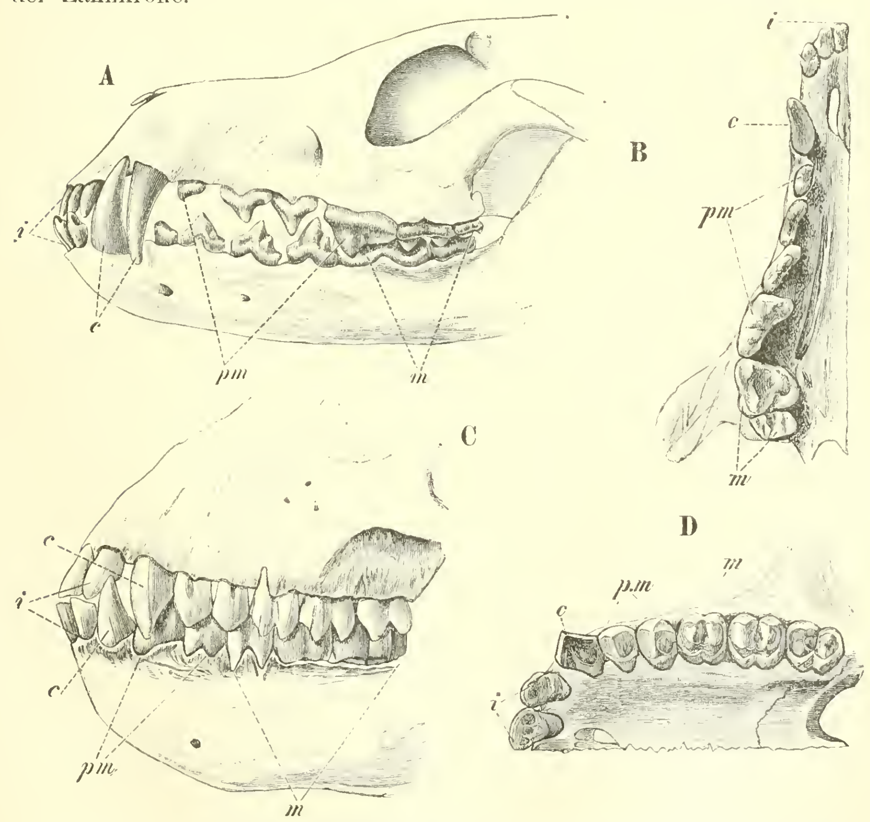


Fig. 216. *A* Gebiss vom Hund im Profil, *B* Oberkieferzähne desselben Thieres von der Mundhöhle aus gesehen, *C* Gebiss von Nasalis larvata, im Profil, *D* Oberkieferzähne desselben Thieres, von der Mundfläche gesehen.

i D. incisivi, *c* D. canini, *pm* D. praemolares, *m* D. molares.

Häufig, wie z. B. bei Insectivoren, sind diese Höcker, deren Zahl sich durch Zusammenfliessen einzelner Höcker vermindern oder auch steigern kann, durch Leisten auf die verschiedenste Weise mit einander vereinigt, so dass die mannigfachsten Reliefbildungen entstehen.

Die bei den verschiedenen Säugethiergruppen auftretenden, für die Systematik hochwichtigen Variationen des Gebisses, wobei auch häufig sexuelle Unterschiede eine Rolle spielen können, sind so ausserordentlich zahlreich, dass hier nicht näher darauf eingegangen werden kann, und ich will deshalb nur noch kurz Folgendes bemerken.

Der Grundtypus der Zahnstellung ist das gegenseitige Alterniren oberer und unterer Zähne; es entsprechen somit die Zähne je eines Kiefers nicht den Zähnen des gegenüberliegenden, sondern den Zwischenräumen zwischen diesen. Im Allgemeinen lässt sich im Hinblick auf das häufige Vorkommen rudimentärer, functionsloser Zähne annehmen, dass die Zähne im Laufe der genealogischen Entwicklung einer Verminderung unterworfen sind. Eine Vermehrung dagegen wird immer im Sinne eines Atavismus zu deuten sein. Jene Verminderung betrifft immer zunächst denjenigen Zahn, welcher als der letzte in einer functionell verschiedenen Abtheilung der oberen und unteren Reihe anzusehen ist. So wird z. B. in der Abtheilung der Schneidezähne entweder der vorderste, neben der Medianlinie liegende oder der hinterste, an den Eckzahn grenzende auf den Aussterbe-Etat gesetzt erscheinen können, und dasselbe gilt für den vordersten und hintersten Praemolar- oder Molarzahn.

Von hohem Interesse ist der durch E. Poulton erbrachte Nachweis von der Anlage typischer Säugethierzähne bei jungen (8,3 Centim. langen) Exemplaren von Ornithorhynchus paradoxus. Auf jeder Seite des Oberkiefers (und wahrscheinlich gilt dasselbe auch für den Unterkiefer) liegen drei Zähne; der vorderste unterscheidet sich von dem mehr nach hinten liegenden durch grösseres Volum und auch formell. Er ist spitzer, cylindrischer, während die anderen vielhöckerig sind[1]).

Bei zahlreichen jurassischen Mammalia Amerikas scheint es sich, nach dem Berichte Marsh's, um Formen gehandelt zu haben, die, nach ihrem Gebiss zu schliessen, den heutigen Insectivoren näher verwandt waren als den Marsupialiern, doch schliessen sich andere jurassische Säuger wieder mehr an letztere an. Von triassischen Säugern sind bis jetzt nur geringe Spuren aufgefunden, doch lässt sich so viel mit Sicherheit darüber sagen, dass sie von den jurassischen sehr verschieden waren. Unterhalb der Trias hat man noch keine Säugethier-Reste entdeckt und auch in der Kreideperiode besteht eine bis jetzt unausfüllbare Lücke.

So scheinen, um noch einmal auf die jurassischen Säuger zurückzukommen, placentale und aplacentale Thiere schon in frühen geologischen Erdperioden getrennt gewesen zu sein, und daraus ist zu entnehmen, dass die primitive Urform, aus welcher beide hervorgegangen sein müssen, weit zurück in paläozoischer Zeit zu suchen ist.

---

1) Im Oberkiefer findet sich auch noch die Spur eines vierten Zahnes und wahrscheinlich gilt dies auch für den Unterkiefer. In ihrem histologischen Bau stimmen die Zähne mit denjenigen der übrigen Säugethiere überein.

Die Hornplatten im Mund von Ornithorhynchus sind rein epithelialer Natur; an ihrer Stelle sassen wohl früher ebenfalls Zähne, die allmählich von der Hornmasse überwuchert und so zum Schwund gebracht wurden.

Nachdem wir so einen Einblick in den ausserordentlich vielgestaltigen Charakter der Zähne gewonnen haben, ist es an der Zeit, die Frage aufzuwerfen, worin denn die Ursache dafür zu suchen, was also als das formative Princip des Gebisses zu betrachten sei, und da kann, meine ich, die Antwort nicht zweifelhaft sein. Zunächst haben wir davon auszugehen, dass die ursprüngliche Bewegung der Kiefer, wie wir sie bei Fischen, Amphibien, Reptilien und auch noch bei vielen Säugethieren treffen, einfach nach dem Gesetz eines Charniers erfolgt, so dass hierfür nur ein aus gleichmässig geformten, spitz-kegelförmigen Zähnen bestehendes (homodontes) Gebiss ausreichend erscheint. Erst mit einer schärferen Differenzirung der Musculi pterygoidei, resp. mit einer Aenderung der Nahrung wurden Mahlbewegungen der Kiefer ermöglicht, und diese mussten nicht nur zur Differenzirung eines heterodonten Gebisses, sondern auch zu einer Umänderung des Kiefergelenkes führen. Kam es dabei, wie z. B. in der Reihe der Artiodactyla, noch weiter zur Entwicklung von langen Greifzungen oder sehr beweglichen Greiflippen, womit das Thier die Nahrung umwickelt und abreisst, so wird man auch den Ausfall der Schneidezähne verstehen und wird begreifen, wie dieselben in anderen Fällen, wie bei Rüsselträgern, eine ganz andere Verwendung gefunden haben.

Mundhöhlendrüsen.

Wie die Augen- und die Hautdrüsen, so treten auch die Mundhöhlendrüsen erst bei terrestrischen Thieren, d. h. von den Amphibien[1]) an, auf. Sie haben hier die Aufgabe, die mit der äusseren Luft in Berührung kommenden Schleimhäute durch ihr Sekret anzufeuchten und so vor Vertrocknung zu schützen. Anfangs aus fast indifferenten, nur eine schleimige Masse producirenden Organen bestehend, differenziren sie sich später in Apparate, deren Sekret zur Verdauung in Beziehung tritt oder das auch, wie bei Giftschlangen und giftigen Sauriern, zu einer furchtbaren Waffe werden kann.

Mit ihrer immer höheren physiologischen Aufgabe geht morphologisch eine immer grösser werdende Mannigfaltigkeit in Zahl und Gruppirung Hand in Hand. Dabei wechselt auch der histologische Charakter der Art, dass man alle drei Drüsenformen, welche die allgemeine Anatomie unterscheidet, also tubulöse, zusammengesetzt tubulöse und acinöse, vertreten findet.

Bei den niederen Vertebraten überwiegen die beiden ersten Formen und sind dabei meist zu Gruppen angeordnet; bei den höheren dagegen tritt die letzte, entwicklungsgeschichtlich höher stehende Form in den Vordergrund.

Amphibien.

Abgesehen von den Ichthyoden, Derotremen und Gymnophionen entwickelt sich bei allen Amphibien vom vorderen Theil des Mundhöhlendaches aus eine tubulöse Drüse, welche bei Urodelen ihrer Hauptmasse nach in den Hohlraum des Septum nasale resp. des Praemaxillare zu liegen kommt (**Glandula intermaxillaris** s. **internasalis**). Bei Anuren erscheint sie noch weiter nach vorne gerückt und ist voluminöser; hier wie dort aber münden ihre Ausführungsgänge

1) Spuren davon finden sich auch schon bei Dipnoërn, so z. B. bei Protopterus (W. N. Parker).

in der vorderen Kopfgegend, am Gaumen aus. Bei Anuren findet sich in der Choanengegend noch eine zweite Drüse, welche ihr Sekret theils in die Choanenöffnung, theils in den Rachen ergiesst (Rachendrüse).

Auch in der Zunge der Amphibien liegen zahlreiche Drüsenschläuche.

Reptilien.

Hier macht sich den Amphibien gegenüber insofern ein Fortschritt bemerklich, als es schon zu einer Sonderung in Drüsengruppen kommt. So unterscheidet man nicht allein eine der Intermaxillardrüse homologe **Gaumendrüse**, sondern auch noch **Zungen-**, **Unterzungen-**, sowie obere und untere **Lippendrüsen**. Durch einen besonders grossen Drüsenreichthum ausgezeichnet sind die Chamaeleonten und die Ophidier, bei welch letzteren die Specialisirung der einzelnen Drüsengruppen am weitesten geht. Aus einem Theil der im Bereich der Oberlippe liegenden Gl. labialis differenzirt sich bei Giftschlangen die Glandula venenata. Sie ist in eine feste, fibröse Scheide eingepackt und steht unter mächtiger Muskelwirkung, so dass das Sekret mit grosser Energie in den Giftcanal (Fig. 217 *Gc*) und von da in den Giftzahn (†) entleert werden kann.

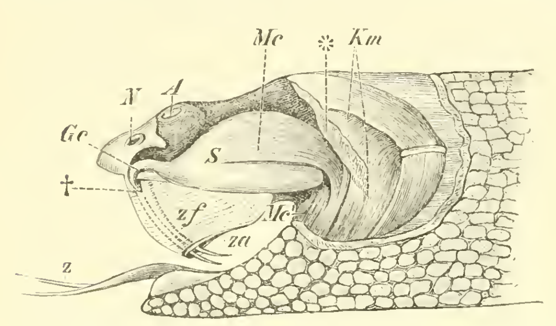


Fig. 217. Der Giftapparat der Klapperschlange. *S* Der fibröse Giftsack, welcher unter der Herrschaft des Musculus constrictor *Mc* steht. Bei *Mc*¹ sieht man eine Fortsetzung des letzteren zum Unterkiefer hinabsteigen, *Gc* der aus der Giftblase entspringende Ausführungsgang, welcher sich bei † in den Giftzahn einsenkt. Letzterer steckt in einer grossen Schleimhauttasche *zf*, die man sich über ihn weglaufend zu denken hat, *Km* frei präparirte Kaumuskeln, die zum Theil (bei *) im Schnitt erscheinen. Nach hinten davon sieht man den Schnittrand des Schuppenkleides, *N* Nasenöffnung, *A* Auge, nach vorne und oben luxirt, *z* Zunge, *za* Mündung des Giftcanales.

Eine ähnliche giftige Eigenschaft besitzt die Unterzungendrüse eines mexikanischen Sauriers, des Heloderma horridum. Sie entleert sich durch vier, den Unterkieferknochen durchbohrende Ausführungsgänge vor den Furchenzähnen des Unterkiefers.

Bei Seeschildkröten und Crocodiliern finden sich keine grösseren d. h. zu Gruppen vereinigten Drüsenorgane in der Mundhöhle.

Vögel.

Hier — und dies gilt vor Allem für Klettervögel — finden sich gut entwickelte, am Boden der Mundhöhle ausmündende Zungendrüsen. Dass sie denjenigen der Saurier homolog sind, kann keinem Zweifel unterliegen und wahrscheinlich entspricht die in den Mundwinkel einmündende Drüse (Mundwinkeldrüse) der hinteren Oberlippendrüse resp. der Giftdrüse der Ophidier. Auch die Gaumendrüsen der Vögel haben ihre Homologa bei Reptilien. Lippendrüsen fehlen spurlos.

Säuger.

Bei Säugern unterscheidet man ihrer Lage nach drei Drüsen: 1) eine Gl. parotis, 2) eine Gl. submaxillaris und 3) eine Gl. sublingualis. Jede mündet mit einem starken Ausführungsgang (Ductus Stenonianus, Whartonianus und Bartholinianus) in die Mundhöhle ein.

Die erstgenannte entspricht der Mundwinkeldrüse der Vögel und somit auch der hinteren Partie der Oberlippendrüse (Giftdrüse) der Schlangen. Da nun die genannten Drüsen der Schlangen als Differenzirungen von Lippendrüsen aufzufassen sind, so werden wir auch für die Parotis dieselbe Genese voraussetzen dürfen, und dies wird auch wirklich durch die Entwicklungsgeschichte bestätigt.

Dass die beiden andern Drüsen den Unterzungendrüsen der niederen Thierklassen homolog sind, bedarf keines besonderen Beweises, und dies gilt auch für die zahlreichen, seitlich von der Zunge in die Mundhöhle einmündenden Schleimdrüsen.

Bei Echidna liegen die Parotiden nicht, wie gewöhnlich, vor der Ohröffnung, sondern weit hinten, etwa in der Mitte des Halses, unmittelbar unter der Haut. Der in Folge dieses Umstandes sehr lange Ausführungsgang kreuzt den äusseren Gehörgang und mündet dann am Vorderrand des Masseter in die Mundhöhle. Von den bei Echidna jederseits doppelt vorhandenen Submaxillardrüsen ist die eine ausserordentlich gross. Auch bei Edentaten gelangen die Speicheldrüsen zu sehr kräftiger Entwicklung. Bei Cetaceen fehlen sie gänzlich.

Zunge.

Einwärts von den Kiemenbogen entwickelt sich ein weiteres wichtiges Organ der Mundhöhle, nämlich die **Zunge**.

Fische.

Bei **Fischen** hat sie meist noch einen rudimentären Charakter, indem sie, abgesehen von den Cyclostomen, wo sie beim Sauggeschäft eine wichtige Rolle spielt, nur einen mehr oder weniger dicken Schleimhautüberzug der Copularia des Visceralskelets, d. h. des Zungenbeines, darstellt. In Folge dessen ist sie nur in Gemeinschaft mit dem Visceralskelet beweglich und fungirt, da sie mit Papillen ausgestattet ist, als Empfindungsorgan. Sie kann auch, wie wir schon früher gesehen haben, auf ihrer freien Fläche Zähne tragen (gewisse Teleostier). Von ihrer Umgebung, d. h. vom übrigen Mundhöhlenboden, ist sie bald mehr, bald weniger scharf abgegrenzt, ja in gewissen Fällen, wie bei Plagiostomen, am meisten aber bei Polypterus, erhebt sie sich darüber mit freien Seitenrändern und freier Spitze. Aehnliches gilt auch für die Dipnoër.

Amphibien und Reptilien.

Bei Amphibien kann man von einer Eigenmusculatur, d. h. von einer selbständigen, von derjenigen des Visceral-Skelets unabhängigen Bewegung der Zunge reden. Zugleich ist das Organ verhältnissmässig

voluminöser geworden, hat eine zart papillöse, sammetartige Oberfläche gewonnen und nimmt schon einen grösseren Theil der Mundhöhle ein.

Bei Ichthyoden zeigt die Zunge ein vom Fischtypus nur sehr wenig abweichendes Verhalten, allein von den Salamandrinen und vollends von den Anuren an erscheint ein entschiedener Fortschritt angebahnt [1]).

Die Beweglichkeit der Zunge wechselt nach den einzelnen Amphibiengruppen sehr stark und dies gilt auch für die Reptilien. Der Grund davon liegt hier wie dort in der Verschiedenheit ihrer Befestigung am Boden der Mundhöhle. In der Regel ist sie bei Amphibien nur mit ihrem Vorderende oder einem Theil ihrer Ventralfläche angewachsen, oder aber ist sie ringsum frei und kann, wie bei Spelerpes, oder unter den Reptilien bei Chamaeleo, vermittelst eines compli-



Fig. 218.

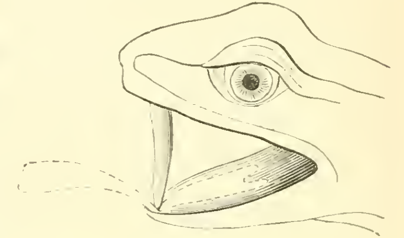
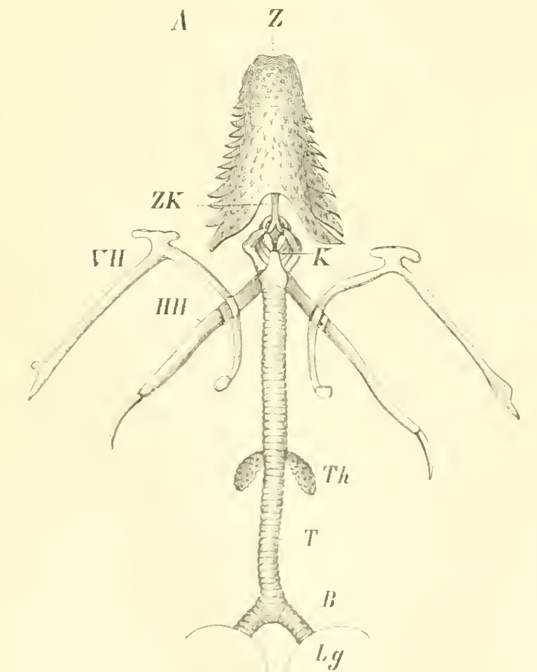


Fig. 219.

Fig. 218. Zunge von Spelerpes fuscus, hervorgeschnellt.

Fig. 219. Froschzunge in drei verschiedenen Acten der Bewegung dargestellt.



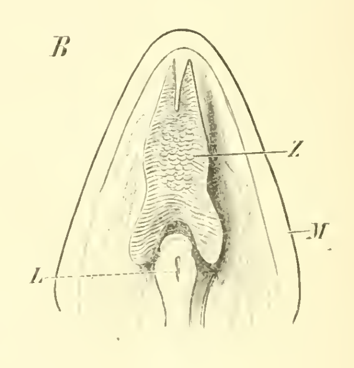


Fig. 220. *A* Zunge, Zungenbeinapparat und Ductus respiratorius von Phyllodactylus europaeus. *Z* Zunge, *ZK* Zungenbeinkörper, *VII* und *HH* vordere und hintere Zungenbeinhörner. *K* Kehlkopf, *Th* Glandula thyreoidea, *T* Trachea, *B* Bronchien, *Lg* Lunge.

B Zunge von Lacerta. *Z* Zunge, *M* Mandibula, *L* Aditus ad laryngem.

1) Eine Ausnahme machen nur die Aglossa, wo das Organ sogar noch geringer entwickelt ist als bei Ichthyoden.

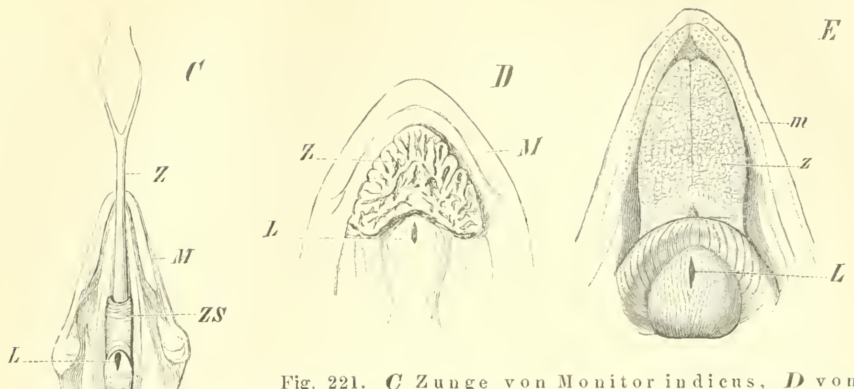


Fig. 221. *C* Zunge von Monitor indicus, *D* von Emys europaea, *E* vom Alligator. *M* Mandibula, L Aditus ad laryngem, *ZS* Zungenscheide, *Z* Zunge.

cirten Mechanismus weit aus der Mundhöhle hervorgeschossen werden (Fig. 218).

Bei den Reptilien ist die freiere Beweglichkeit der Zunge zur Regel geworden. In formeller Beziehung unterliegt sie hier noch zahlreicheren Variationen als bei Amphibien, und dies gilt namentlich für die Saurier, die deshalb als Vermilinguia, Crassilinguia, Brevilinguia und Fissilinguia unterschieden werden. Aus der die letztgenannte Gruppe charakterisirenden gespaltenen Zungenform ist diejenige der Schlangen hervorgegangen. Bezüglich der verschiedenen Typen verweise ich auf Fig. 220 und 221.

Die geringste Beweglichkeit besitzt die Schildkröten- und Crocodilierzunge.

Vögel.

Die Zunge der Vögel ist im Allgemeinen muskelarm und besitzt einen hornigen, häufig mit Papillen und spitzen Widerhaken versehenen Ueberzug, ja sie kann sogar, wie bei manchen Reptilien, an ihrem Vorderende gespalten, also gegabelt sein (Colibris), oder eine pinselartige Form gewinnen. Bei Spechten, auf deren ausserordentlich entwickelte Epibranchialia ich schon im Capitel über den Schädel verwiesen habe, kann sie mittelst eines complicirten Muskelapparates weit aus der Mundhöhle hervorgestossen werden und dient als Greiforgan.

Alle diese Modificationen sind als Anpassungserscheinungen an die Art und Weise der Nahrungsaufnahme zu erklären.

Am meisten entwickelt ist die Zunge der Raubvögel und Papageien, bei welch letzteren sie ein breites, dickes, fleischiges Organ darstellt; allein ihre weiche, teigige Beschaffenheit beruht speciell bei Papageien nicht sowohl auf einer stark entwickelten Eigenmusculatur, als vielmehr auf Fett, Gefässen und Drüsen. Gleichwohl ist eine Eigenmuskulatur bei Papageien — und dies ist auch bei der Wachtel der Fall — wohl ausgeprägt (Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern). Dasselbe gilt bis zu einem gewissen Grade auch für die Lamellirostres und für Phoenicopterus. In scharfem Gegensatz zu jenen grossen Zungen steht die kleine, rudimentäre Zunge des Pelikans, des Storches u. a.

Säuger.

Hier hat die Zunge nach Volumen, Beweglichkeit und vielseitigster Functionsfähigkeit ihre höchste Entwicklung erreicht und unterliegt, wie überall, in ihrer Form den allerverschiedensten Anpassungen. Die Eigenmusculatur ist stets reich entwickelt, auch macht sich da und dort auf ihrer Oberfläche ein Verhornungsprocess bemerklich, wie z. B. bei Felinen. Meist besitzt sie eine platte, vorne abgerundete, bandartige Form, ist drüsenreich und vorstreckbar. An ihrer Unterfläche findet sich, und zwar in stärkster Ausprägung bei Prosimien, ein Faltensystem, das von Gegenbaur als **Unterzunge** beschrieben worden ist. Im Innern desselben muss sich früher, ähnlich wie dies bei Stenops heute noch der Fall ist, ein knorpeliges Stützskelet entwickelt haben und dieses ist als ein Erbstück von niederen Vertebraten (Reptilien) her zu betrachten. Daraus erhellt, dass die eigentliche Säugethierzunge mit den Zungen niederer Vertebraten nicht direct homologisirbar ist, dass sie also bis zu einem gewissen Grade eine neue Erwerbung darstellt, die wahrscheinlich aus dem hintersten Theil der sich allmählich rückbildenden Unterzunge her ihre Entstehung genommen hat (Gegenbaur).

Glandula thyreoidea.

Nach ihrer ganzen Anlage, Vascularisation und Innervation stellt die Schilddrüse einen ab origine unpaaren ventralen Appendix der Kiemenhöhle dar, welcher sich über die Gegend der vier oder fünf ersten Kiemenspalten weg erstreckt und der im Lauf der Entwicklung in zwei Lappen zerfallen kann. Zu dieser unpaaren Anlage treten bei Säugern noch paarige, im hintersten Abschnitt der Visceralbogen entstehende Theile hinzu[1]).

Bei **Ammocoetes** bleibt die Schilddrüse, die hier zu röhrenartigen, von Flimmerepithelien ausgekleideten Bildungen auswächst, mit der Mundhöhle zwischen der dritten und vierten Kiemenspalte in offener Verbindung. Bei **Petromyzon** bildet sich das Organ zum grössten Theil zurück; aus dem Rest gehen Follikelhaufen hervor, wie sie in der Schilddrüse aller Wirbelthiere zur Beobachtung kommen.

Bei **Selachiern** verharrt die unpaare Anlage in ihrer ursprünglichen Form und liegt unter der Symphyse des Unterkiefers genau in der Medianlinie im Theilungswinkel des Kiemenarterienstammes. Bei erwachsenen **Teleostiern** stellt sie ein paariges, im Bereich des Hinterendes vom ersten Kiemenbogen liegendes Organ dar. Bei **Urodelen** und **Anuren** handelt es sich, wie überall, um eine unpaare Entstehung, später aber kommt es zur Theilung und dann liegen die betreffenden, aus einem Conglomerat von glashellen, epithelialen Bläschen bestehenden Gebilde bei Urodelen an der hinteren Seite des II. Keratobranchiale.

Bei Anuren findet sich die Schilddrüse jederseits an der ven-

1) Ob diese auch in gewissen Befunden bei niederen Vertebraten ihre Parallele haben, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

tralen Fläche des hinteren Zungenbeinhorns, medial von der vordersten Ausstrahlung des M. rectus abdominis (M. sternohyoideus), oder ist sie zwischen dessen Fasern eingeschoben.

Was man bisher als Schilddrüse der Anuren beschrieben hat, sind die sogenannten vorderen oder ventralen Kiemenreste (Fr. Maurer). Lateralwärts davon liegen die auch bei Urodelen vorkommenden Epithelkörperchen (die seitherigen Nebenschilddrüsen der Anuren), und endlich sind noch die postbranchialen Körper zu erwähnen. Bei Urodelen unpaar, liegen dieselben bei Anuren in paariger Anordnung zu beiden Seiten des Kehlkopfeinganges. Sie entsprechen den von van Bemmelen bei Selachier-Embryonen, bei erwachsenen Selachiern und Ganoiden entdeckten Suprapericardialkörpern und sind hier wie dort als letzte Reste früher vorhandener Kiemen zu deuten. Von demselben Gesichtspunkte aus ist die ebenfalls aus einem epithelialen Boden hervorgehende Carotisdrüse zu deuten. Alle diese Gebilde werden von der Carotis externa versorgt.

Bei **Coecilia** liegt die Schilddrüse am vorderen Umfang des M. levator ultimi, bei **Siphonops** dagegen an der Kreuzungsstelle des Hypoglossus mit dem Vagus.

Bei manchen **Sauriern**, worüber man van Bemmelen sehr werthvolle Aufschlüsse verdankt, trifft man sie hinter der Mitte der Trachea, bei **Cheloniern**, **Crocodiliern** und **Ophidiern** ist sie, wenn auch unpaar, so doch oft zweilappig und liegt über den grossen Gefässen, nachdem diese aus dem Herzen herausgetreten sind. Histologisch stimmt sie mit der Fisch- und Batrachier-Thyreoidea vollkommen überein, d. h. sie besteht aus einem Aggregat zahlreicher, mit einem wasserhellen, eiweisshaltigen Inhalt gefüllter, runder und von Epithelien ausgekleideter Blasen, zwischen welche sich Trabekel von der, das gesammte Organ umgebenden, fibrösen Aussenhülle hineinziehen [1]).

Ebenfalls vor dem Herzen, am Ursprung der Carotiden liegend, aber paarig angeordnet, treffen wir, wie oben schon erwähnt, die Schilddrüse bei den **Vögeln**.

Unter den **Säugethieren** endlich ist der zwei- beziehungsweise dreilappige Charakter der Schilddrüse allgemein verbreitet, und zwar löst sich das Organ, was auch schon bei den Reptilien und Vögeln der Fall ist, von der Schlundwand vollständig ab und kommt immer mehr auf die Ventralseite der Trachea resp. des Larynx zu liegen. Dabei sind die beiden Seitenlappen entweder vollständig getrennt oder sind sie durch einen mehr oder minder starken Isthmus, der dem früher schon erwähnten mittleren Lappen entspricht, mit einander verbunden. Letzteres gilt auch speciell für den Menschen, wo das Organ stets eine stattliche Grösse erreicht und wo auch sogenannte Nebenschilddrüsen keine seltenen Erscheinungen sind.

Was die oben erwähnte, von zwei verschiedenen Punkten aus erfolgende Anlage der Säugethier-Schilddrüse betrifft, so gestalten sich die Verhält-

1) Ein unpaarer Suprapericardialkörper findet sich auch bei Lacerta. Wahrscheinlich kommen auch allen übrigen Vertebraten, die Knochenfische ausgenommen, Suprapericardialkörper zu. Bei Mammalia sind es die seitlichen Schilddrüsen. Man darf darin Reste eines rudimentären Organes von unbekannter Function erblicken, welches vielleicht ursprünglich durch Modification einer Kiementasche entstanden ist.

nisse hierbei folgendermassen. Vom Zungengrund, d. h. von der dem Foramen coecum der menschlichen Zunge entsprechenden Stelle aus, erstreckt sich ein zur Bildungsgeschichte der Zunge in engsten Beziehungen stehender, epithelialer Canal (Ductus thyreoglossus, His) nach abwärts in die Gegend der späteren Cartilago thyreoidea. Das untere Ende dieses sich abschnürenden und auswachsenden Canales verbindet sich nun aufs Innigste mit der zweiten paarigen Schilddrüsenanlage; die Entstehung der letzteren ist noch Gegenstand der Controverse. Nach His, Born u. A. soll sie aus dem Epithel der vierten Kiementasche entstehen, welches röhrenartig auswächst, später solide Sprossen treibt und sich von seinem Mutterboden ablöst. Viel mehr Wahrscheinlichkeit besitzt die Ansicht van Bemmelen's, wonach die seitlichen Schilddrüsen nicht aus der vierten Kiementasche selbst, sondern aus der Schlundwand median von dieser Tasche („Fundus branchialis“) hervorgehen. Dadurch ergiebt sich die oben schon erwähnte Parallele mit den Suprapericardialkörpern der Amphibien und Reptilien.

Anfangs zeigt das ganze Organ unverkennbar einen drüsigen Bau, bald aber tritt eine Umgestaltung seiner gröberen und feineren Structurverhältnisse auf, die den ursprünglichen Drüsen-Charakter mehr oder weniger verwischt. Es kommt zum Zerfall in eine Anzahl solider Lappen und Läppchen, die erst später ein Lumen bekommen, von Bindegewebe umwachsen und ausserordentlich reich vascularisirt werden. Im Innern finden sich dann entweder, wie bei vielen Fischen und allen Amphibien, grosse, helle, blasige Follikel, die von einem Epithel ausgekleidet sind, oder treten, wie dies bei höheren Wirbelthieren der Fall ist, daneben noch cylindrische Schläuche auf, die sich mehrfach verästeln, d. h. Sprossen treiben und ein Lumen bekommen, später aber zu soliden Kugeln abgeschnürt werden und den runden Follikeln gegenüber in den Hintergrund treten. Dabei spielen die anfangs lacunären, später aber enger werdenden und netzartig sich durchflechtenden Blutbahnen die allergrösste Rolle.

So besteht die normale, fertige, exquisit acinöse Schilddrüse der Säuger aus rings geschlossenen Drüsenblasen, die von einem reichen Capillarnetz und einer bindegewebigen Hülle umgeben sind. Durch letztere werden sie von den zunächst liegenden Blasen isolirt, und indem dann wieder mehrere Blasen zusammen einen gemeinsamen fibrösen Ueberzug erhalten, resultirt daraus der lappige Bau.

So besitzen wir also in der Schilddrüse ein Organ, das in gewisser Beziehung zu den rudimentären zu rechnen ist, das aber andrerseits nur einen Functionswechsel eingegangen zu haben scheint. Dafür spricht seine bedeutende, bis zum vollendeten Körperwachsthum zunehmende Grösse, sowie die enorm reiche Versorgung mit starken Blutgefässen bei Säugethieren, wie z. B. beim Menschen.

Weiter sprechen dafür die in den letzten Jahren gemachten klinischen Erfahrungen. Wird nämlich einem jüngeren Individuum die ganze Schilddrüse exstirpirt, so machen sich eigenartige Ernährungsstörungen (anämische Zustände, verringertes Wachsthum des Skeletes und Idiotie — man denke auch an den mit Kropfbildung häufig einhergehenden Cretinismus! —) bemerklich.

Aus alledem folgt, dass die Schilddrüse eine hohe physiologische Bedeutung haben muss, wenn auch vorderhand über das Wie noch keine Rechenchaft gegeben werden kann.

Glandula thymus.

Die stets eine bilaterale Anlage besitzende Thymus bildet sich bei **Selachiern** aus einer Epithel-Wucherung im oberen Winkel der I.—V. Kiemenspalte, und zwar in der Nähe der Vagus-Ganglien. Auch im Bereich des Spritzloches macht sich noch der Ansatz einer Thymusanlage bemerklich. Es handelt sich also um ein Material, welches ursprünglich wahrscheinlich dem Respirationsapparat dienstbar gemacht werden sollte; und dass es nicht mehr dazu kommt, beruht vielleicht darauf, dass die oberen Winkel der Kiemenlöcher von der dorsalen Kiemenmusculatur überdacht werden. Durch letzteren Umstand kommt es zu allmählicher Abschnürung von Kiemenspalten-Epithel (A. Dohrn).

Ganz ähnlich entsteht auch bei **Teleostiern** [1]) und **Urodelen** die Thymus aus soliden Epithelwucherungen der dorsalen Enden der Kiemenspalten. Diese bilden sich theilweise wieder zurück, theilweise verschmelzen sie jederseits später zu einer spindelförmigen Masse, die nach aussen von den dorsalen Kiemenbögen an der Basis cranii zu liegen kommt. Später wandern von der Umgebung massenhaft lymphoide Zellen in das Gewebe ein, so dass der ursprüngliche, epitheliale Charakter immer mehr verwischt und durch Lymphfollikel ersetzt wird. Endlich findet eine theilweise Einschmelzung des lymphoiden Gewebes statt, das Organ zeigt sich von Höhlen durchzogen und verfällt der regressiven Metamorphose (Maurer).

Auf diese ursprünglich multiloculäre, d. h. aus mehreren oder allen Kiemenspalten erfolgende Anlage der Thymus weisen auch meine Befunde an **Gymnophionen**, sowie die entsprechenden Verhältnisse bei **Schlangen** hin.

Bei **Lacertiliern**, bei denen sich in foetaler Zeit noch 5 Kiemenspalten anlegen, wovon die zwei hintersten frühzeitig wieder zu Grunde gehen, geht die Thymus aus der zweiten und dritten hervor, und das Organ besteht deshalb jederseits aus zwei hintereinander liegenden Abschnitten. Am hinteren hängt ein kleines Bläschen, welches an die Carotisdrüse der Amphibien erinnert.

Bei **Schlangen** bildet sich die Thymus aus der vierten und fünften Kiementasche. Die Reste der zweiten und dritten bleiben epithelial und haben mit der Thymus nichts gemein. Auch bei Schlangen besteht das Organ zeitlebens (wie bei Lacertiliern) aus zwei getrennten Lappen (van Bemmelen).

Aehnlich verhalten sich die **Chelonier** und **Crocodilier**, welch letztere im Jugendzustand eine lange, weit am Hals hin sich erstreckende Thymus besitzen. Eine solche charakterisirt auch die **Vögel**, bei denen sie sich hauptsächlich aus der dritten und zum kleineren Theil auch noch von der vierten Kiemenspalte aus entwickelt. Auch hier legt sich eine aus dem unverbrauchten Epithel-Rest der dritten Kiemenspalte hervorgehende Carotisdrüse an (van Bemmelen).

Bei **Säugethieren** entsteht die Thymus als ein ursprünglich hohles Gebilde wesentlich aus dem Epithel der dritten Kiemenspalte, doch betheiligt sich daran auch noch die vierte und sogar, wenn auch nur sehr schwach, die zweite. Wie es scheint, kommt dabei sowohl das Schlundepithel als die Epidermis in Betracht. Die epi-

1) W. N. Parker hat bei Dipnoërn eine mächtige, jederseits durch eingeschobene Muskelmassen in zwei Abtheilungen zersprengte Thymus nachgewiesen.

thelialen Elemente schnüren sich allmählich von der Oberfläche ab, wandern in Folge gewisser Wachsthumsverhältnisse des Halses und seiner Organe in die Tiefe, erfahren eine Zersprengung und schliessliche Veränderung. Indem es dann zur massenhaften Einwanderung von Leukocyten kommt, nimmt das ganze Gebilde einen andern histologischen, und zwar einen lymphoiden Charakter an. Offenbar spielt die Thymus bei Säugern in foetaler Zeit und auch noch nach der Geburt eine wichtige, auf die Blutbildung berechnete Rolle. Genaueres darüber ist nicht bekannt.

Was die Lage der Thymus anbelangt, so befindet sie sich bei Fischen und Dipnoërn in der Regel im Bereich der Kiemenhöhle, bei Amphibien hinten und oben vom Kiefergelenk, bei Reptilien in der Halsgegend in der Nähe der Carotis, bald weiter vorne, bald mehr nach hinten, dicht vor dem Herzen, wie z. B. bei Schlangen. Bei Vögeln (wie auch bei jungen Crocodiliern) erstreckt sie sich, wie schon oben erwähnt, als langes, bandartiges und auch mehr oder weniger gelapptes Organ dem ganzen Hals entlang.

Bei Säugern endlich liegt die mächtige Thymus ihrer grössten Ausdehnung nach im Thorax, unmittelbar hinter dem Sternum, also ventral vom Herzen und den mit ihm in Verbindung stehenden, grossen Gefässen. Nur zum kleinsten Theil ragt sie, ventral und seitlich von der Trachea liegend, in die Halsgegend hinauf. Ihre Rückbildung scheint bei verschiedenen Säugethieren zeitlich sehr zu variiren und ist jedenfalls beim Menschen am genauesten studirt. Gegen das Ende des zweiten Lebensjahres scheint hier die Thymus auf der Höhe ihrer Entwicklung zu stehen und geht nun einer regressiven Metamorphose entgegen; allein bis ins höchste Greisenalter trifft man zuweilen fettige, hinter dem Sternum liegende Residuen.

Ueber die sogenannte Winterschlaf- oder Fettdrüse der Insectivoren, Nager und Fledermäuse ist entwicklungsgeschichtlich bis jetzt noch gar Nichts bekannt. Das Organ liegt als eine lappige Masse im Brustraum, wo es beim Murmelthier, praevertebral verlaufend, bis zum Zwerchfell hinabragt; es erstreckt sich aber von hier aus auch noch an den Hals, unter die Scapula und sogar bis auf den Rücken.

Eine ähnliche Ausdehnung hat es bei der Wühlmaus, doch ragt es hier bis zur Kiefergegend hinauf; relativ am mächtigsten ist es beim Igel.

Histologisch ist es bis jetzt nur wenig bearbeitet, doch ist so viel sicher, dass es sich um keine eigentliche Drüse, sondern wahrscheinlich um ein lymphadenoides, fettreiches und ungemein reich vascularisirtes Gewebe handelt.

2) Vorderdarm im engeren Sinn.

Fische, Dipnoër und Amphibien. Während sich bei Amphioxus ein erweiterter Abschnitt des Nahrungscanales vielleicht als eine Art Magen bezeichnen lässt, ist ein solcher bei Cyclostomen, Dipnoërn, Chimären, bei gewissen Teleostiern und manchen Kiemenmolchen von dem übrigen, häufig einen ganz geraden Lauf einhaltenden Darmrohr nicht deutlich abgesetzt. In diesem Fall hat als einzige, äusserlich sichtbare Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm, wie früher schon angedeutet, jene Stelle zu gelten, wo der Gallenausführungsgang der Leber (Ductus choledochus) die Darmwand durchbohrt.

Bei andern Fischen, wie z. B. bei Squaliden, allen Ganoiden, zahlreichen Teleostiern, den Derotremen, Salamandrinen und allen Anuren zeigt sich der Magen mehr oder weniger sackartig

erweitert oder auch schlingenartig umgebogen, so dass man an ihm eine absteigende Partie (Fig. 222 *M*) und ein rückläufiges Pylorusrohr unterscheiden kann (*PR*). Im Allgemeinen adaptirt er sich der Leibesform. So besitzen z. B. die Rochen und Anuren einen ungleich mehr in die Breite entwickelten Magen, als die meisten andern Fische und Salamandrinen und dieses Gesetz gilt auch für die Reptilien (vergl. Fig. 223). Die grössten formellen Schwankungen zeigt der Magen der Teleostier. Der Oesophagus ist in der Regel nur kurz und häufig nicht deutlich vom Magen abgesetzt, doch kommen nicht selten Ausnahmen vor, so z. B. bei manchen Teleostiern und unter den Amphibien bei Siren lacertina (Fig. 223 *Oe*).

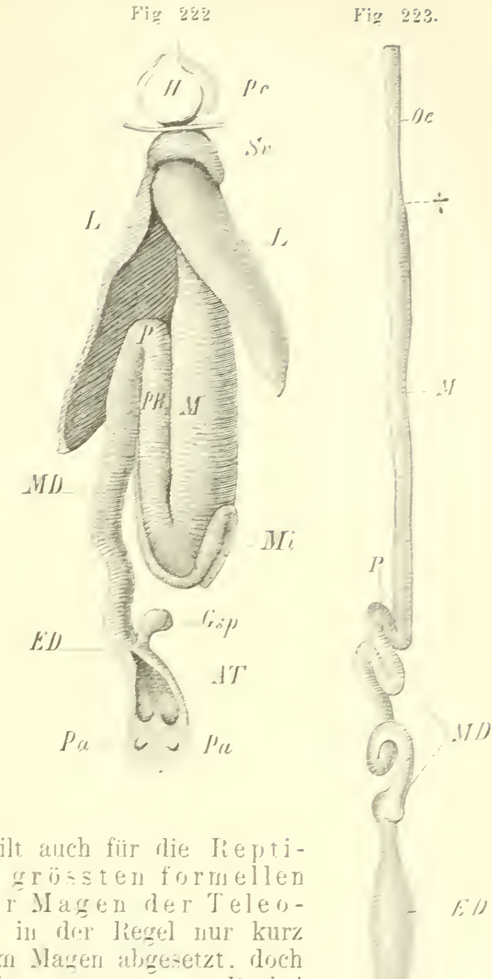


Fig. 222. Tractus intestinalis eines Squaliden.
H Herz, *Pc* durchschnittenes Pericard, *Sv* Sinus venosus, *L*, *L* Die beiden Leberlappen, auseinandergeklappt, so dass der Magen (*M*), das Pylorus-Rohr (*PR*) und die Gegend des Pylorus (*P*) sichtbar wird. *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *Gsp* Glandula superanalis, *AT* Analtaschen, *Pa*, *Pa* Ausmündung der Pori abdominales. *Mi* Milz.

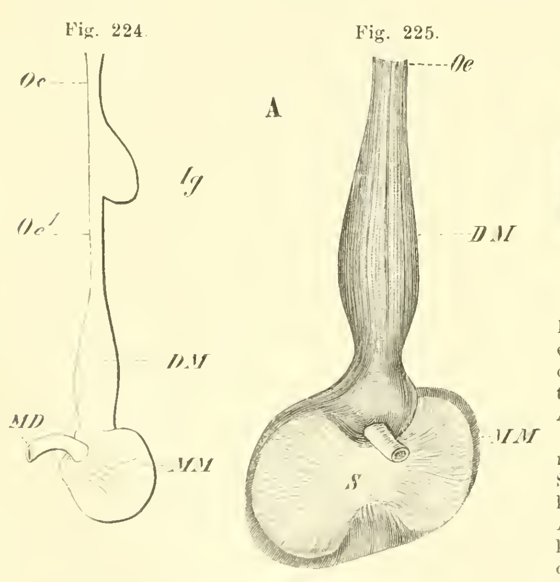
Fig. 223. Tractus intestinalis von Siren lacertina.
Oe Oesophagus, der sich durch eine Furche ÷ vom Magen *M* absetzt. *P* Gegend des Pylorus, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm.

Reptilien. Hier tritt mit einer schärferen Differenzirung des Halses meist auch ein längerer Oesophagus auf, und dieser ist von dem stets viel weiteren, in der Regel sackförmigen (Crocodilier) oder schlingenartig gebogenen und dadurch querliegenden (Chelonier)[1]) Magen immer deutlich abgesetzt. Schlangen, schlangenähnliche Saurier und Amphisbaenen besitzen einen in der Körperlängsaxe liegenden, schlanken, spindelförmigen Magen und der ganze Vorderdarm ist hier entsprechend der zu gleicher Zeit massenhaft und unzerkaut eingehenden Nahrung einer excessiven Erweiterung fähig.

Vögel. In Anpassung an die Nahrung, an die Lebensweise und an den Mangel eines Gebisses ist es hier insofern zu einer Art von

1) Der Oesophagus der Seeschildkröten ist wie derjenige mancher Vögel von Hornpapillen ausgekleidet.

Arbeitstheilung gekommen, als der früher[1]) einfache Magen in zwei Abtheilungen, eine vordere und eine hintere, zerfällt. Nur die erstere (Fig. 224 *DM*), welche ihres grossen Drüsenreichthums wegen **Drüsenmagen** genannt wird, betheiligt sich durch ihr Sekret an dem Chemismus der Verdauung, die letztere dagegen (Fig. 224 und 225 *MM*), auf deren Innenfläche sich eine aus erstarrtem Drüsensekret bestehende **Hornschicht** befindet, wirkt nur in mechanischem Sinn und besitzt dem entsprechend eine ungemein dicke, mit zwei sehnigen Scheiben versehene, musculöse Wandung. Aus diesem Grunde spricht man hier vom sogenannten **Muskelmagen** und es lässt sich constatiren, dass seine Entwicklung in gerader Proportion steht zu dem Consistenzgrad der zu bewältigenden Nahrung. Bei **Körnerfressern** werden wir also die stärksten Muskellagen und auf der Innenfläche die dickste Hornschicht erwarten dürfen, während durch die Reihe der **Insektenfresser** hindurch bis zu den **Raubvögeln** eine continuirliche Abnahme dieses Verhaltens zu bemerken ist, wobei sich die obenerwähnte Arbeitstheilung in immer geringerem Grade bemerklich macht. So lässt sich noch in der Reihe der heutigen Vögel der Weg verfolgen, den die Differenzirung des Organes in der Phylogenese eingeschlagen hat.



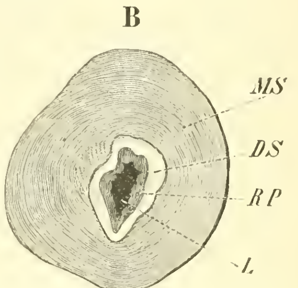


Fig. 225. *A* Muskel- und Drüsenmagen von Fulicra atra. ***B*** Durchschnitt durch die seitliche Partie des Muskelmagens vom Auerhahn.
Oe Oesophagus, *DM* Drüsenmagen, *MM* Muskelmagen, *S* Sehnenplatte desselben, *MS* Muskelschicht, *DS* Drüsenschicht, *RP* Reibplatte, d. h. erstarrtes Sekret der Drüsenschicht, *L* Lumen des Muskelmagens, nahe seiner lateralen Grenze.

Fig. 224. Schematische Darstellung des Vorderdarmes eines Vogels. *Oe*, *Oe*¹ Oesophagus, *Ig* Ingluvies, *DM* Drüsenmagen, *MM* Muskelmagen, *MD* Mitteldarm.

Schiesslich sei noch jene Ausbuchtung des Vogelschlundes erwähnt, die man als **Kropf** (Ingluvies) bezeichnet (Fig. 224 *Ig*). Man kann einen falschen, nur als Speisereservoir dienenden, und einen wahren, eine chemische Bedeutung besitzenden Kropf unterscheiden.

Säuger. Wie bei den Vögeln, so ist auch hier der Schlund deut-

1) Bei Crocodiliern weisen schon manche Thatsachen auf eine höhere, an die Vögel erinnernde Stufe des Magens hin.

lich vom Magen abgesetzt und in seinem Anfangsstück in einen, von starken Muskeln beherrschten Pharynx differenzirt.

Der Magen unterliegt hier so zahlreichen, unter dem Einfluss der Nahrung stehenden Modificationen, wie sie uns in keiner anderen Wirbelthierklasse begegnen. In der Regel besitzt er eine mehr oder weniger quere Lage und eine Sackform, an der man eine an den Oesophagus angrenzende Cardia und eine den Uebergang zum Mitteldarm vermittelnde Pars pylorica unterscheiden kann.

Im Allgemeinen besitzen Pflanzenfresser einen grösseren, com-

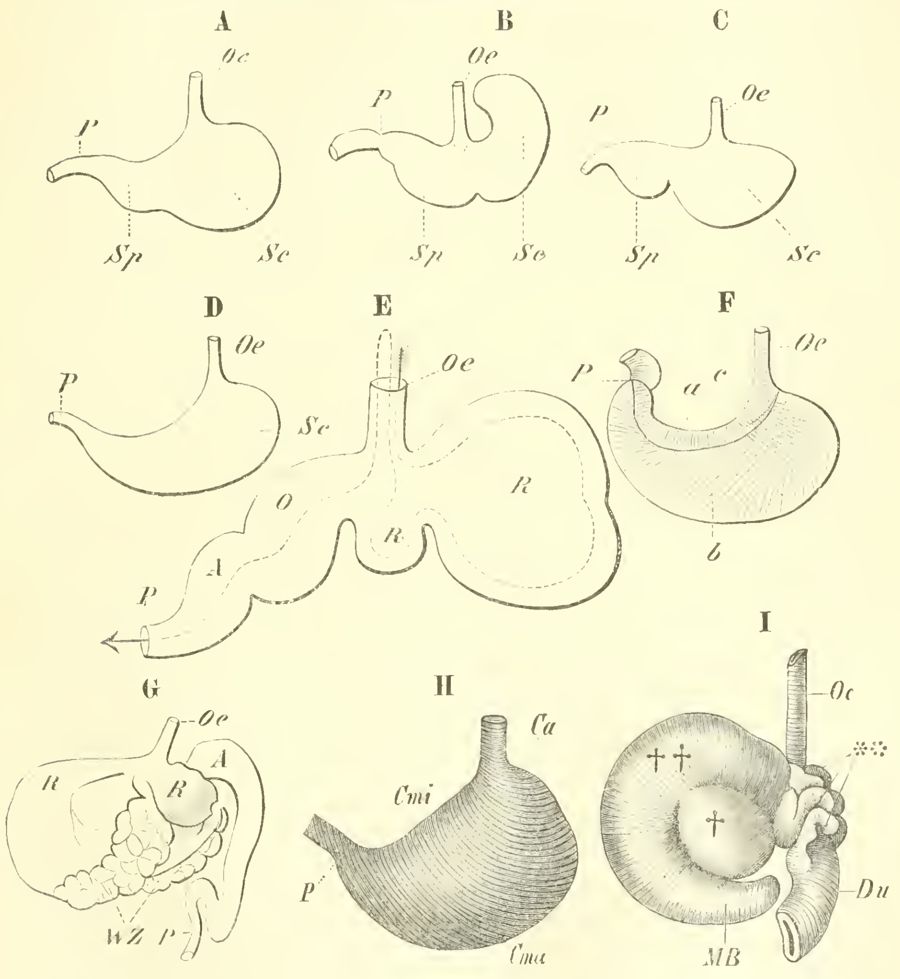


Fig. 226 Verschiedene Formen des Säugethiermagens. *A* Hund, *B* Mus decumanus, *C* Mus musculus, *D* Wiesel, *E* Schema für den Wiederkäuermagen; der eingezeichnete Pfeil gibt den Gang der Nahrung an, *R*, *R* Rumen und Reticulum, *O* Omasus, *A* Abomasus, *F* Menschlicher Magen von Innen her auf seine Muskeln *a*, *b*, *c* präparirt, *G* Magen des Kamels, *R R* Rumen und Reticulum, *A* Abomasus, *WZ* Wasserzellen, *H* Magen von Echidna hystrix, *Cmi* Curvatura minor, *Cma* Curvatura major, *I* Magen von Bradypus tridactylus; †† der dem Rumen —, † der dem Reticulum des Wiederkäuermagens entsprechende Abschnitt; ersterer ist bei *MB* in einen Blindsack ausgezogen, ** Ausstülpungen des Duodenums (*Du*). Fig. *G* nach Gegenbaur. *Oe* Oesophagus, *P* Pylorus, *Sc* Saccus cardiacus, *Sp* Saccus pyloricus, *Ca* Cardia.

plicirter gebauten Magen, als Fleischfresser; er kann Ausbuchtungen, d. h. Abkammerungen in verschiedener Zahl erfahren, so bei Wiederkäuern (Fig. 226 *E*) z. B. vier, die man als Rumen, Reticulum, Omasus[1]) und Abomasus bezeichnet. Die beiden ersteren dienen nur als einfache Behälter, aus welchen die Nahrung wieder in die Mundhöhle emporsteigt, um hier noch einmal eingespeichelt und durchgekaut zu werden. Ist das geschehen, so gelangt sie in den Omasus und von hier aus endlich in den Abomasus, welch letzterer allein mit Labdrüsen ausgestattet und als Verdauungsmagen anzusehen ist. (Vergl. die punktirten Pfeile auf Fig. 226 *E*, welche den Gang der Nahrung andeuten.)

Wahrscheinlich haben alle Cetaceen, mit Ausnahme der Ziphioiden, einen aus drei Hauptabtheilungen bestehenden Magen. Die erste ist eine drüsenlose Ausstülpung des Oesophagus, die zweite entspricht etwa der Cardia eines Carnivoren; sie ist ein Pepsinmagen. Die dritte zerfällt wieder in mehrere Unterabtheilungen und entspricht der Pars pylorica des Carnivorenmagens; ihre Drüsen sind Schleimdrüsen.

3) Mitteldarm.

Fische. Wie früher schon erwähnt, lässt das Darmrohr der verschiedenen Wirbelthiergruppen zwischen einem fast ganz geraden Lauf und einem grossen Windungsreichthum die allermannigfachsten Uebergänge und Zwischenstufen erkennen; doch kann man im Allgemeinen sagen, dass Pflanzenfresser ein längeres Darmrohr besitzen, als Fleischfresser.

Im Sinn einer Oberflächenvergrösserung ist eine in ihren ersten Spuren schon bei Ammocoetes auftretende, ins Darmlumen einspringende Längsfalte aufzufassen, welche auch bei Selachiern, Dipnoërn und Ganoiden angetroffen, hier aber ihrem Laufe entsprechend, Spiralfalte (Spiralklappe) genannt wird. Bei der letztgenannten Fischgruppe geht sie schon einer Rückbildung entgegen und wird bei den übrigen Wirbelthieren überhaupt nicht mehr angetroffen.

Eine andere, unter denselben physiologischen Gesichtspunkt fallende, für den Fischdarm characteristische Erscheinung sind die zum erstenmal bei Ganoiden auftretenden und von hier an auf zahlreiche Teleostier sich fortvererbenden Appendices pyloricae. Es sind dies mehr oder weniger lange, häufig fingerartig gelappte Ausstülpungen des Mitteldarmes, welche hinter dem Pylorus im Bereich des Ductus choledochus ihre Lage haben (Fig. 227 und 228 *Ap*). Ihre Zahl schwankt zwischen **1** (Polypterus und Ammodytes) und **191** (Scomber scombrus). Die Appendices pyloricae einer- sowie die Spiralklappe andrerseits, scheinen insofern in einem gegenseitigen Wechselverhältniss zu stehen, als sie sich in ihrem Auftreten bis zu einem gewissen Grade ausschliessen.

Amphibien und **Reptilien.** Hier begegnet man bei schlankem

1) Dieser fehlt manchen Wiederkäuern, wie den Tylopoden und Moschiden, so dass diesen nur die oben schon erwähnte, dreigetheilte Magenform zukommt. Der Omasus ist phylogenetisch und ontogenetisch als jüngstes Differenzirungsproduct bei der allmählichen Herausbildung des Wiederkäuermagens zu betrachten. Er variirt auch formell und ebenso in der Ausbildung seiner Blätter am meisten; am voluminösesten ist er bei Bos. Ontogenetisch durchläuft er phylogenetisch niedrigere Entwicklungsstufen.

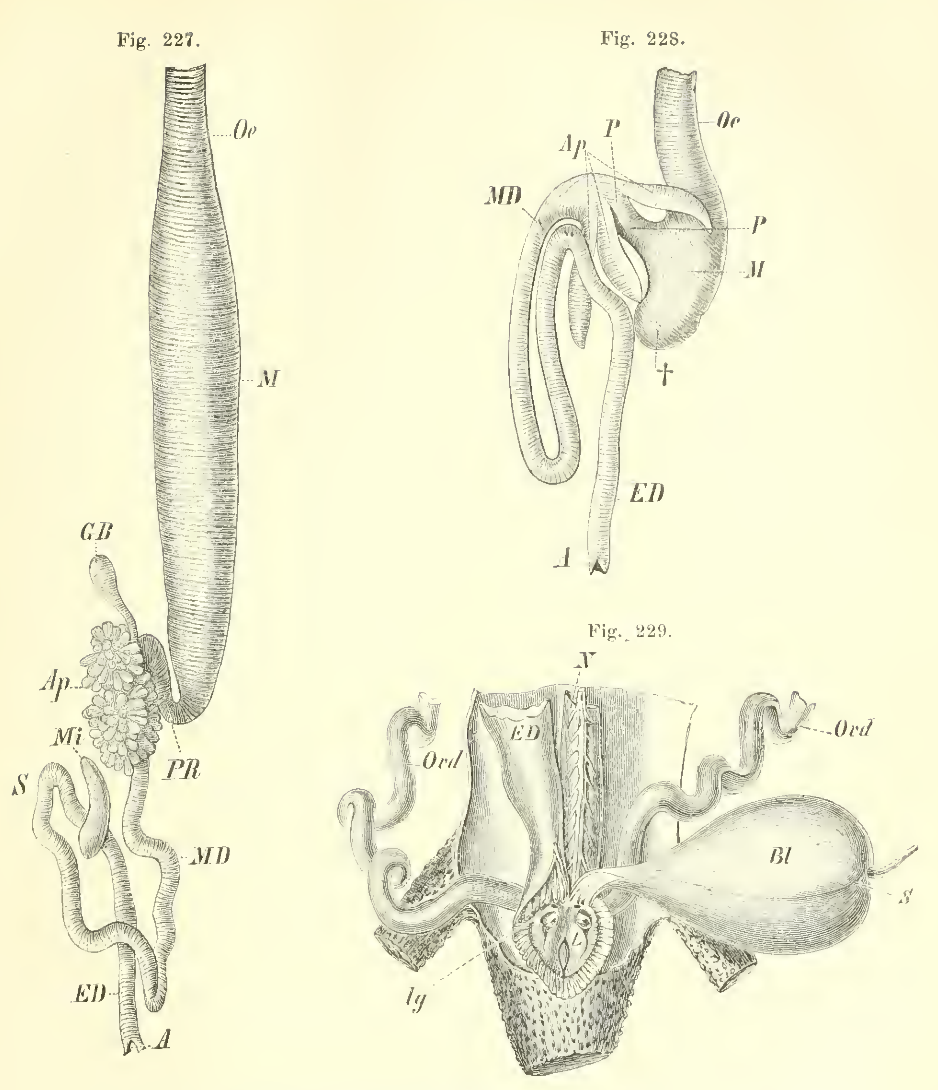


Fig. 227. Tractus intestinalis von Lepidosteus.

Oe Oesophagus, *M* Magen, *PR* Pylorusrohr, *GB* Gallenblase, *Ap* Appendices pyloricae, *MD* Mitteldarm, *S* Schlinge des Mitteldarmes, aus welcher sich der Enddarm *ED* entwickelt, *A* Anus, *Mi* Milz.

Fig. 228. Tractus intestinalis des Flussbarsches. *Oe* Oesophagus, *M* Magen, † Blindsack desselben, *P*, *P* Kurzes Pylorusrohr resp. Pylorusgegend, *Ap* Appendices pyloricae, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *A* Anus.

Fig. 229. Cloake einer weiblichen Salamandrina perspic., aufgeschnitten. *ED* und *Bl* Enddarm und Harnblase, beide an ihrer Einmündungsstelle in die Cloake aufgeschnitten. *S* Blasenfurche, *N* Nieren, *lg* Ausmündung der Leydig'schen Gänge (Ureteren), *Ovd*, *Ovd* Oviducte, welche auf zwei Papillen münden. Links von der Schleimhautfalte *L* die Genitalpapille.

Körperbau, wie z. B. bei Gymnophionen, Amphisbaenen, Schlangen und schlangenähnlichen Sauriern, einem nur leicht wellig gebogenen, dagegen bei breitem, gedrungenem Körperbau, also bei Anuren, Crocodiliern und Schildkröten, einem in zahl-

reiche Schlingen gelegten Darmrohr. Salamandrinen und Saurier halten darin etwa die Mitte.

Vögel und **Säuger**. Hier erreicht der mehr oder weniger reich gewundene Mitteldarm in der Regel eine beträchtliche Länge und variirt dabei (auch in seiner Weite) mehr bei domesticirten, als bei wilden Formen[1]). Ungefähr in der Mitte seines Verlaufes findet sich bei Vögeln ein kleines, blinddarmartiges Gebilde, der Rest des Ductus vitello-intestinalis s. Diverticulum coecum vitelli. Häufig, wie z. B. beim Menschen, existiren relative Längenunterschiede zwischen dem fötalen und dem ausgewachsenen Darm.

4) Enddarm.

Der bei den Anamnia und den Sauropsiden, zusamt den Urogenitalgängen, in einen gemeinsamen Hohlraum, d. h. in die Cloake ausmündende Enddarm besitzt im Allgemeinen einen geraden Verlauf (Rectum) und setzt sich erst von den Amphibien an (andeutungsweise auch schon bei gewissen Ganoiden und Teleostiern) deutlich vom Mitteldarm ab[2]). Er zeigt dabei — und dies gilt auch für viele Reptilien und Vögel — eine blasenförmige Auftreibung, welche oft diejenige des Magens sogar an Ausdehnung übertrifft (Fig. 230 *R*).

Die in embryonaler Zeit schon erfolgende blasenförmige Ausstülpung seiner ventralen Wand, die sog. Allantois, wird bei Amphibien in toto zur Harnblase.

Wie es sich mit diesem Organ bei den Amnioten verhält, soll in einem späteren Capitel erörtert werden.

Von den Reptilien an tritt eine asymmetrische Aussackung am Anfangstheil des Enddarmes auf, die man als **Blinddarm** (Intestinum coecum) bezeichnet.

Bei den Vögeln legt sich der Blinddarm in der Regel paarig an und kann eine enorme, den Hauptdarm an Länge sogar übertreffende Ausdehnung erreichen (Lamellirostres, Rasores, Ratiten). Andrerseits aber kommen alle möglichen Zwischenstufen bis zum völligen Verschwinden vor.

Bei starker Ausdehnung stehen die Blinddärme jedenfalls in wichtiger Beziehung zur Verdauung, indem sie eine Oberflächenvergrösserung der Mucosa darstellen; ja es kann dieses Verhalten noch dadurch eine Steigerung erfahren, dass, wie z. B. beim Strauss, im Innern eine zahlreiche Windungen bildende Spiralfalte auftritt.

Den Vögeln eigenthümlich ist die sogen. **Bursa Fabricii**. Sie

---

1) Bei Nestflüchtern, wo der Eidotter beim Auskriechen aus dem Ei noch lange nicht verbraucht ist, sondern wo er in Form einer grossen Blase den Unterleib z. Th. erfüllt, erreicht der Darm die der erwachsenen Species zukommende Länge erst sehr spät, d. h. er nimmt bis zum Ende des Wachsthumes des jungen Vogels stetig zu.

Ganz anders bei Nesthockern (namentlich bei Passerinen), wo die Dottermasse um die Zeit des Auskriechens beinahe oder ganz aufgebraucht ist. Hier erreicht der Darm seine ihm überhaupt zukommende, absolute Länge schon lange Zeit vor dem Flüggewerden des Jungen; das Darmwachsthum steht dann also still. Aehnlich verhält es sich bei Buteo vulgaris. Somit eilt der Darm in seinem Wachsthum dem Körper um so mehr voraus, in je unvollkommenerem Zustand der betreffende Vogel das Ei verlässt (Gadow).

2) Bei allen Fischen ohne Ausnahme liegt die Mündung des Mastdarmes stets **vor** der Mündung der Urogenitalorgane. Schon bei den Dipnoërn aber ändert sich dieses.

stellt ein aus solider, epithelialer Anlage hervorgehendes, später aber zu einer Blase sich aushöhlendes, kleines Gebilde dar, welches frei in der Beckenhöhle zwischen Wirbelsäule und dem hintersten Theile des Enddarmes liegt. Es stösst nach hinten an den tiefsten Theil der Cloake, in die es unterhalb der Urogenitalöffnungen ausmündet.

Von dem in physiologischer Beziehung noch ganz dunklen Organ erhalten sich bei einigen Vogelarten mehr oder weniger deutliche Reste.

Säuger. Hier erreicht der eine wechselnde Zahl von Schlingen bildende Enddarm eine grosse Länge und zugleich eine dem Mitteldarm gegenüber viel grössere Weite, so dass sich beide schon dadurch, sowie durch Haustrabildungen, welche der Enddarm erzeugen kann, stets deutlich von einander absetzen. Nur sein hinterster, in die Beckenhöhle sich einsenkender Abschnitt, das sogen. Rectum, entspricht dem Enddarm der niederen Vertebraten; der übrige, viel grössere Theil ist als eine erst in der Reihe der Säugethiere gemachte Erwerbung aufzufassen und heisst Colon. An diesem lassen sich oft, wie z. B. beim Menschen, wieder Unterabtheilungen unterscheiden.

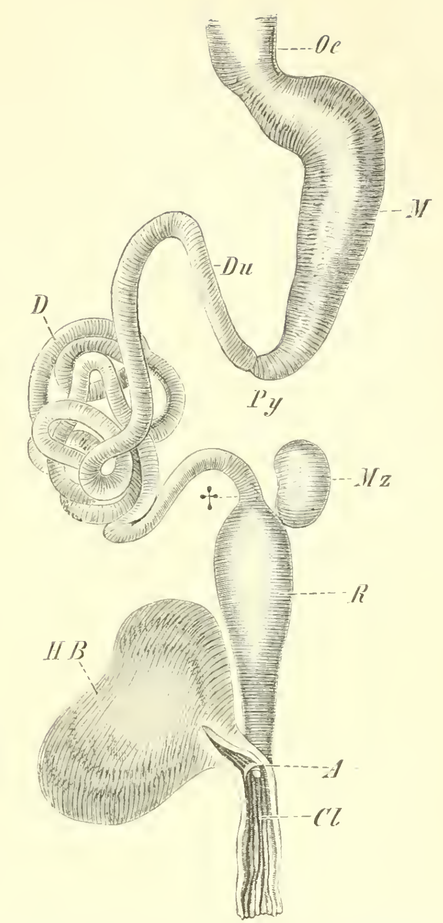


Fig. 230. Tractus intestinalis von Rana esculenta. *Oe* Oesophagus, *M* Magen, *Py* Pylorusgegend, *Du* Anfang des Mitteldarmes (Duodenum), *D* Mitteldarm, † Grenze desselben (Klappe) gegen den Enddarm (*R*), *A* Mündung des letzteren in die Cloake *Cl*, *HB* Harnblase, *Mz* Milz.

Der in allgemeinster Verbreitung vorkommende Blinddarm unterliegt, je nach der Art der Nahrung, auch hier den allergrössten Schwankungen nach Form und Grösse. So ist er sehr klein oder kann auch ganz fehlen bei Carnivoren, Zahnwalen, Insectivoren und Chiropteren, oder kann er bei Herbivoren den ganzen Körper sogar an Länge übertreffen. Zwischen ihm und dem übrigen Enddarm besteht ein gewisses compensatorisches Verhältniss. In mehreren Fällen (manche Affen, Nager, Mensch) tritt bei einem Theil des Blinddarmes im Laufe der individuellen Entwicklung eine Verkümmerung ein, so dass man von einem wurmförmigen Fortsatz (Processus vermiformis) sprechen kann. Es weist diese Thatsache auf den früheren Besitz eines längeren Darmrohres zurück.

Unter allen Säugethieren besitzen nur noch die Monotremen

und z. Th. auch noch die Marsupialier eine Cloake. Bei allen übrigen kommt es zur Trennung des Afters von der Urogenitalöffnung.

Histologie der Darmschleimhaut.

Abgesehen von der Mund- und Afteröffnung, wo sich in der Regel der epidermoidale Epithelcharakter erhält, hat man sich das Epithel der Darmschleimhaut der Wirbelthiere ursprünglich, d. h. phylogenetisch, aus flimmernden resp. amöboiden Cylinderzellen bestehend zu denken. Auch ontogenetisch kommt dies da und dort noch zum Ausdruck, ja bei den niedersten Fischen, wie bei Amphioxus und den Petromyzonten (Ammocoetes), persistirt das Flimmerepithel das ganze Leben hindurch.

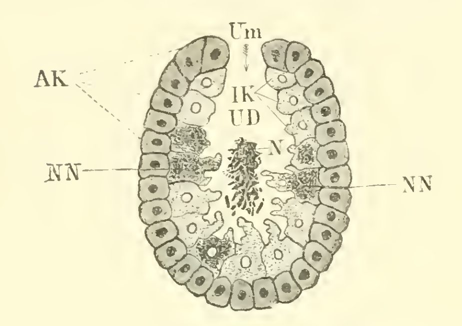
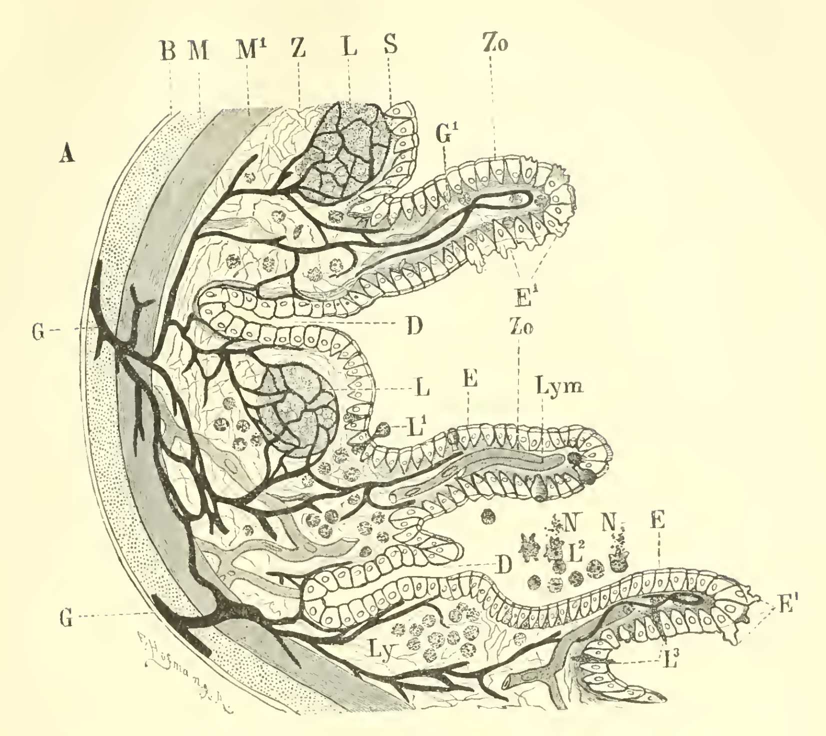


Fig. 231. Schematische Darstellung des Coelenteratenkörpers. AK und IK äusseres und inneres Keimblatt. Die Zellen des inneren Keimblattes senden amöboide Fortsätze aus und haben bei NN schon Nahrungstheilchen aufgenommen. UD Urdarmhöhle, in welcher sich Nahrung (N) befindet, Um der Urmund.

Auch im Darm der übrigen Fische, sowie der Dipnoër und Amphibien, zeigt es noch eine mehr oder weniger grosse Verbreitung, tritt aber hier nur noch in gewissen Abtheilungen des Darmes auf. Bei höheren Vertebraten spielt es in postembryonaler Zeit keine grosse Rolle mehr, so dass man hier im Allgemeinen nur von einem gewöhnlichen Cylinder-Epithel reden kann. An der freien Zelloberfläche ist übrigens ein gestrichelter Saum bemerklich, der als Ausdruck des früheren Flimmerkleides aufzufassen ist und der bei gewissen niederen Vertebraten contractile Ausläufer gegen das Darmlumen hinein entsendet (Wiedersheim). Darin, d. h. in der activen Betheiligung des freien Randes der Zelle am Resorptionsprocess — denn offenbar handelt es sich hier um eine solche — haben wir ein altes Erbstück von den wirbellosen Thieren her zu erblicken und ich verweise zu diesem Zwecke auf Fig. 231, die ein Schema des Coelenteratenkörpers darstellt, in welchem die das Coelom (*UD*) (Archenteron oder Urdarmhöhle) auskleidenden Entodermzellen *NN* durch Pseudopodienbildung gerade mit der Aufnahme der Nahrungspartikelchen *N* beschäftigt sind. Man vergleiche damit die an ihrem freien Rande ebenfalls in Bewegung begriffenen Darmepithelien E^1 E^1 eines niederen Wirbelthieres auf Fig. 232 ***A***, sowie dieselben, bei stärkerer Vergrösserung dargestellten, Zellen *a* und *b* auf Fig. 232 ***B***.

Dass sich ausser diesen Epithelien auch noch Leukocyten (Phagocyten) an der activen Aufnahme der Nahrung betheiligen, ist allerorts deutlich nachzuweisen. Dieselben finden sich, entweder einzeln oder zu kugeligen oder bandartigen Massen (Follikel, Peyer'sche Haufen) vereinigt, in der Submucosa, wie auch (nach Durchwanderung des Schleimhaut-Epithels) im Darmlumen (Fig. 232).



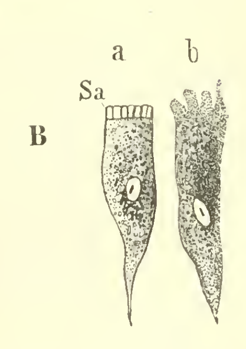


Fig. 232. **A** Ein Stück Darmwand im Querschnitt, z. Th. schematisirt. Die Zwischenschicht d. h. die Submucosa und die Schleimhaut ist im Verhältniss zu den äusseren Schichten des Darmes absichtlich viel zu breit gezeichnet. Links von der Abbildung hat man sich die Körperhöhle, rechts die Darmhöhle zu denken. *B* Bauchfellüberzug des Darmes, *M* Längsmuskelschicht, *M*¹ Ringmuskelschicht, *Z* Zwischenschicht, *S* Schleimhaut, welche sich bei *Zo*, *Zo* zu Zotten erhebt, *G*, *G* Gefässe, deren grössere Stämme zwischen dem Bauchfell und der Muskelschicht verlaufen. Die feineren Gefässe verzweigen sich in der Zwischenschicht, umspinnen dort die Lymphzellenpakete (*L*,*L*) sowie die Drüsen und schicken feine Schlingen in die Zotten hinein (bei *G*¹). *D*,*D* Eingänge in die Drüsen, *E*, *E* Epithelzellen der Schleimhaut mit ihrem Randsaum, welcher bei *E*¹ in amöboider Bewegung begriffen ist. — Dieselben Zellen sind in Fig. 232 **B**, *a*, *b* bei viel stärkerer Vergrösserung dargestellt, *Sa* Stäbchensaum. — *Ly* zerstreute Lymphzellen in der Zwischenschicht, *LL*¹, *L*³ Lymphzellen im Durchtritt durch die Schleimhaut begriffen, bei *L*² sind mehrere bereits in die Darmhöhle gelangt und beginnen die dortigen Nahrungstheilchen *N*,*N* unter amöboiden Bewegungen aufzunehmen, *Lym* Lymphgefässe in den Darmzotten.

Bei Amphioxus, den Cyclostomen und Dipnoërn haben wir uns noch die ganze Darmschleimhaut secernirend vorzustellen, d. h. jede Epithelzelle stellt eine kleine Drüse für sich dar. Dieser Zustand der Indifferenz ändert sich nun schon bei Selachiern, wo im Magen bereits grosse Zellgruppen zur Bildung von Schlauchdrüsen zusammentreten. Der Zellcharakter ist hier noch einheitlich oder doch, je nach dem Fundus oder dem Hals der Drüse, noch sehr wenig verschieden. Schon bei Ganoiden aber

und manchen Teleostiern tritt diese Verschiedenheit nach den Untersuchungen LEYDIG's und CATTANEO's deutlich hervor, und letzterer hat auf chemisch-physiologischem Wege die Fähigkeit jener Drüsen, Pepsin zu bereiten, aufs Ueberzeugendste dargethan. Dabei kann man aber von adelomorphen und delomorphen Zellen noch nicht sprechen, und auch Amphibien und Reptilien lassen von einer derartigen Differenzirung des Magenepithels noch nichts erkennen. Es handelt sich nur erst um die Vorstufen jener Zellen (MARIA SACCHI). Erst bei Säugethieren erscheinen sie in typischer Ausprägung.

Im Darm der Wirbelthiere spielen die unter dem Namen der Lieberkühn'schen Drüsen bekannten tubulösen Gebilde eine grosse Rolle, daneben finden sich aber auch Schleimdrüsen von acinösem Charakter und Becherzellen sind allerorts zerstreut. Besonders drüsenreich ist der Vogel- und Säuger-Darm[1]).

Ueber die Schichtung der Darmwand habe ich früher bei der Einleitung schon das Nöthige berichtet und ich gehe hier nur noch auf die Faltenbildung der Schleimhaut etwas näher ein.

Bezüglich ihres Zustandekommens ergeben sich häufig Parallelen zwischen Ontogenese und Phylogenese. Stets sind Längsfalten als die primitivsten, auf die Vergrösserung der resorbirenden Fläche gerichteten Einrichtungen zu betrachten. Eine höhere Stufe repräsentirt schon die Spiralfalte, welche im Darm der Selachier, Ganoiden und Dipnoër auftritt. Bei den ersteren — und dies gilt auch für zahlreiche andere Fische — macht sich bereits ein weiterer Fortschritt dadurch bemerklich, dass jene Längsfalten durch Querfalten, unter Erzeugung von Kryptenbildungen von wechselnder Tiefe und Form, unter einander verbunden werden (Fig. 233).



Fig. 233. Ein Stück Teleostierdarm mit den langen schmalen Krypten. Nach EDINGER.
a Längs-, *b* Querschnitt, *c* Innere Oberfläche.

Indem dann die zwischen diesem netz- und gitterartigen Faltensystem liegenden Vertiefungen (Krypten) immer weiter einsinken, resultiren daraus die früher schon erwähnten tubulösen Drüsen des Darmcanals (Pepsin- und Lieberkühn'sche Drüsen).

Bei Fischen noch unvollkommen und selten auftretend, kommen eigentliche Darmzotten erst bei Amphibien, zumal bei den ungeschwänzten, zu deutlicher Entwicklung. Daneben persistiren aber

1) Er steht also in scharfem Gegensatz zu dem drüsenlosen Cyclostomen- und Dipnoër-Darm. Letzterer erheischt eine genaue Analyse seitens der physiologischen Chemie. Pepsinbildung ist mit Sicherheit auszuschliessen.

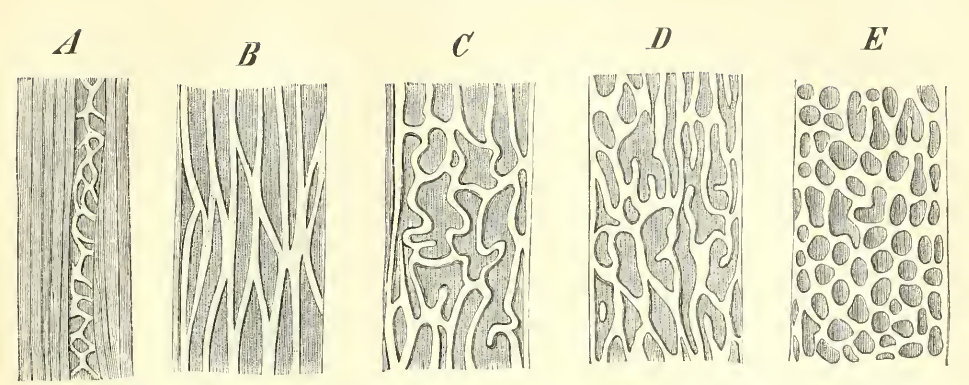


Fig. 234. Halbschematische Flächenschnitte durch Fischdärme zur Demonstration des Ueberganges der Längsbuchten in rundliche Krypten. Nach EDINGER.

A von Petromyzon, mit der deutlich vorspringenden Spiralfalte, B von einem Selachier, C—E von verschiedenen Teleostiern.

alle möglichen, theils wellig, theils im Zickzack verlaufenden Faltenbildungen, und Aehnliches gilt auch für Sauropsiden und Mammalia.

Die unter dem Namen der Valvulae conniventes Kerkringii bekannten Gebilde der Säugethiere und des Menschen finden sich auch schon bei Vögeln, wie namentlich bei Struthio.

Neben jenen Faltenbildungen kommen dem Vogeldarm auch Zotten in reichstem Masse zu; sie finden sich am besten entwickelt im Duodenum, doch ziehen sie sich oft auch bis in den Enddarm hinein.

Eine stärkere Entwicklung als irgendwo anders erreichen die Darmzotten bei den Säugern und hier ist auch ein Querfaltensystem, zumal am Enddarm, mächtig entwickelt. Längsfalten dagegen treten stark in Hintergrund; die Magenschleimhaut ist meistens in netzförmigen Falten erhoben, oder zeigt sie die im Wiederkäuermagen auftretende, complicirte Structur[1]).

Anhangsorgane des Darmcanales.

Leber.

Die der Leibesform sich stets genau anpassende und den Tractus intestinalis namentlich von der Ventralseite her mehr oder weniger weit überlagernde Leber kommt jedem Wirbelthier (Amphioxus?) zu. Bei Anamnia (Ganoiden und Ichthyoden z. B.) ist sie in der Regel relativ voluminöser, als bei Amnioten. Carnivore (Fett geniessende) Thiere besitzen in der Regel eine grössere Leber als herbivore.

Stets ist das Organ durch eine Bauchfellduplicatur[2]) an der Kör-

1) Mit grosser Regelmässigkeit finden sich in der adenoiden Gerüstsubstanz der Zotten aller Vertebraten der Längsaxe parallel laufende Muskeln. welche stets der Endothelwand der im Innern der Zotte befindlichen Chylusgefässe eng anliegen. Mittelst dieser Muskeln können sich die Zotten contrahiren, während ihre Streckung auf das Verhalten (Blutdruck) der Gefässe, das Epithel (also auf elastische Kräfte), und vor Allem auf die Wirkung der peristaltischen Contraction der Darmmusculatur zurückzuführen ist. Diese Bewegungen der Zotten stehen in wichtigen Beziehungen zur Chylusströmung und zu den Resorptionsverhältnissen in der Zotte (Graf SPEE).

2) Bei Monitoren und Varaniden umwickelt eine besondere, von der dorsalen Mittellinie ausgehende Bauchfellfalte sackartig die abdominalen Eingeweide zusamt der Leber.

perwand befestigt und zeigt eine Menge Variationen nach Zahl und Form der Lappen. Gleichwohl lässt sich eine zweilappige Grundform (Cyclostomen) feststellen, auf welche die Leber aller Vertebraten genetisch zurückzuführen ist. Stets nimmt sie ihre Entstehung vom Anfange des Mitteldarmes aus und bildet sich zu einem grossen, blutreichen, drüsigen, in erster Linie gallebereitenden Apparate aus, welcher durch einen oder mehrere Ausführungsgänge (Ductus choledochus s. Ductus hepato-entericus) mit dem Darmlumen in Verbindung steht.

Eine Gallenblase (Vesica fellea) kann vorhanden sein oder fehlen; im ersteren Falle ist sie durch einen Ductus cysticus mit dem, den allergrössten Variationen unterliegenden, Gallenausführungssystem verbunden.

Fig. 235.

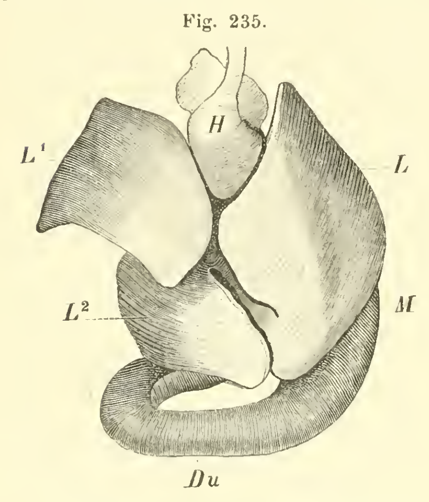
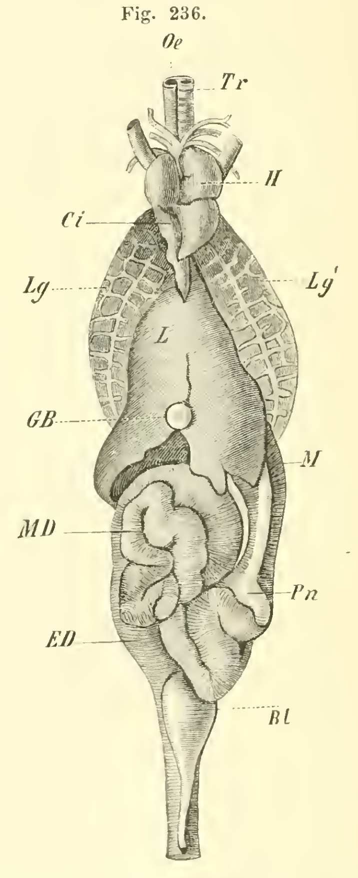


Fig. 235. Leber von Rana esculenta, von der Ventralseite gesehen.

L, *L*¹, *L*² Die verschiedenen Leberlappen, *M* Magen, *D* Duodenum, *H* Herz.

Fig. 236.



236. Situs viscerum von Lacerta agilis.

Oe Oesophagus, *M* Magen, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *L* Leber, *GB* Gallenblase, *Pn* Pankreas, *Bl* Harnblase, *Lg* *Lg*¹ die beiden Lungen mit ihrem Gefässnetz, *H* Herz, *Ci* Vena cava inferior, *Tr* Trachea.

In der Regel treten ein oder zwei Ductus hepatici aus der Leber hervor und verbinden sich zu einem, in den Anfang des Mitteldarmes einmündenden Ductus hepato-entericus. Auf dem Wege dahin kann dieser noch einen von der Gallenblase kommenden Ductus cysticus auf-

---

Ventralwärts endigt sie frei und scheidet so die Bauchorgane vom Herz und von den Lungen. In dieser Bildung erkennen wir die ersten Anfänge der Trennung des Coeloms in zwei Räume, wie sie bei höheren Sauropsiden (Crocodilier und Vögel) weiter durchgeführt erscheint (Beddard).

nehmen und der zwischen dieser Einmündungsstelle und dem Darm liegende Abschnitt des Ductus hepato-entericus wird dann als Ductus choledochus bezeichnet (Myxinoiden, Gymnophionen, die meisten Säuger, Mensch).

In andern Fällen ist die Anzahl der Ductus hepatici noch grösser und sie können dann unter sich sowohl wie mit dem Ductus cysticus Netze erzeugen und wohl auch an verschiedenen Stellen in den Ductus hepato-entericus einmünden. So verhält es sich z. B. bei Anuren und speciell bei Rana esculenta. Ganz dasselbe gilt auch für Lacerta

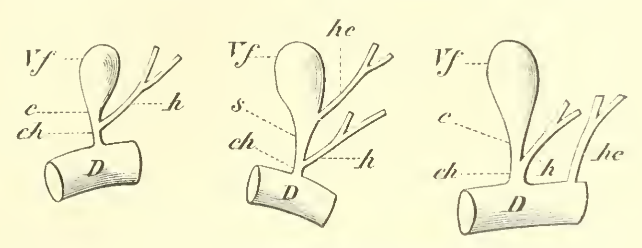


Fig. 237. A, B, C. Verschiedene Modificationen des Gallenausführungs-Systems.
D Duodenum, *Vf* Vesica fellea, *c* und *s* Ductus cysticus, *h* Ductus hepaticus, *ch* Ductus choledochus, *hc* Ductus hepato-cysticus, *he* Ductus hepato-entericus.

und hier wie dort kann der Ductus choledochus die Substanz des Pankreas durchsetzen und dabei den Ductus Wirsungianus aufnehmen, so dass beide mit einer gemeinsamen Oeffnung auf einer Papille oder Falte des Darmes ausmünden.

Ausser dem Ductus choledochus können auch noch eigene Ductus hepato-cystici und hepato-enterici, welch letztere den Darm für sich durchbohren, vorhanden sein; so z. B. bei manchen Fischen. Wieder in andern Fällen existirt ein von der Blase direkt in den Darm mündender Ductus cystico-entericus u. s. w.

Bauchspeicheldrüse (Pankreas).

Auch dieses Organ nimmt, wie schon früher angedeutet, seinen Ursprung vom Anfangsstück des Mitteldarmes, liegt also in der Regel der Leber benachbart. Der Ausgangspunkt vom Darm entspricht der Einmündung des späteren Sammelganges (Ductus pankreaticus s. Wirsungianus). Dieser durchzieht das ganze Organ, überall von den gelappten Drüsenmassen Seitengänge aufnehmend.

Mit Ausnahme weniger Fische (Cyclostomen und einige Teleostier) und der Dipnoër kommt die Bauchspeicheldrüse sämmtlichen Wirbelthieren zu. Nach Form, Lage und Grösse zahlreichen Schwankungen unterliegend, stellt sie bald ein einfaches, bandförmiges, oder ein mehr oder weniger gelapptes Organ dar. Häufig verbindet sich der Ausführungsgang mit demjenigen der Leber, oder es existiren mehrfache, selbständige Ausführungsgänge in den Mitteldarm.

Literatur.

J. Beard. *The Teeth of Myxinoid Fishes. Anatom. Anz. III. Jahrg.* 1888.
G. Born. *Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII.* 1883.

J. F. van Bemmelen. *Beiträge zur Kenntniss der Halsgegend bei Reptilien. I. Anatom. Theil. Amsterdam* 1888. (*Siehe auch dessen Artikel im Zoolog. Anzeiger. IX. Jahrg.* 1886.)
Derselbe. Over den oorsprong van de voorste ledematen en de tongspieren bij Reptilien. K. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. Zitting van 30. *Juni* 1888.
G. Cattaneo. *Istologia e sviluppo dell' apparato gastrico degli uccelli. Milano* 1884.
Derselbe. Sull' esistenza delle glandule gastriche nell' Acipenser sturio e nella Tinca vulgaris Rend. Istit. Lomb. Vol. XIX. 1886. (*Vergl. auch die Arbeiten dieses Autors in Bollet. scientif. Nr.* 1, 3 *und* 4. *Pavia* 1886.)
M. Cazin. *L'appareil gastrique des Oiseaux, Annal. des sciences zoologiques T. IV. Paris* 1888.
E. D. Cope. *The mechanical Origin of the Sectorial Teeth of the Carnivora. Proceed. of the Americ. Assoc. for the Advancement of Science. Vol. XXVI. New York Meeting, August* 1887.
A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mitthl. aus d. zool. Station zu Neapel. Bd. V. I. Heft.*
L. Edinger. *Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII.* 1877.
Ludwig Ferdinand, *königl. Prinz v. Bayern. Zur Anatomie der Zunge. Eine vergleichend-anatomische Studie. München* 1884.
Derselbe. Ueber Endorgane der sensiblen Nerven in der Zunge der Spechte. Sitzungsberichte d. k. bayr. Acad. d. Wiss. 1884. *Heft I.*
H. Gadow. *Versuch einer vergl. Anatomie des Verdauungssystemes der Vögel. Jenaische Zeitschr. Bd. XIII. N. F. VI.*
R. Hensel. *Ueber Homologien und Varianten in den Zahnformen einiger Säugethiere. Morphol. Jahrb. Bd. V.* 1879.
O. Hertwig. *Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI.* 1874.
Ch. Julin. *Quelle est la valeur morphologique du corps thyreoïde des Vertébrés? Bull. Acad. Royale de Belgique. Tome III.* 1887.
T. Leydig. *Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX.* 1873.
F. Maurer. *Schilddrüse und Thymus der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. XI.* 1885.
P. de Meuron. *Rech. sur le développement du Thymus et de la glande thyroide. Inaug. Diss. Genève* 1886.
Ch. S. Minot. *Studies on the tongue. Anniversary memoirs of the Boston Society of natural history. Boston* 1880.
G. Postma. *Bijdrage tot de Kennis van den Bouw van het Darmcanaal der Vogels. Inaug. Diss. Leiden* 1887.
E. Poulton. *The True Teeth and the Horny Plates of Ornithorhynchus. Quart. Journ. Microsc. Science. Vol. XXIX. N. S.* 1888.
H. Rathke. *Zur Anatomie der Fische (zwei Aufsätze). Arch. f. Anat. und Physiol.* 1837.
P. Reichel. *Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. VIII.* 1882.
Maria Sacchi. *Contrib. all' Istologia ed Embryologia dell' Apparecchio digerente dei Batraci e dei Rettili. Atti della Società Ital. di scienze nat. Vol. XXIX. Milano* 1886.
Dieselbe. Sulla morfologia delle Glandule intestinali dei Vertebrati. Bollet. scientif. Nr. 2. *Pavia* 1886.
L. Stieda. *Unters über die Glandula thymus, thyreoidea und carotica. Leipzig* 1881.
Ch. Tomes. *Die Anatomie der Zähne des Menschen und der Wirbelthiere. Ins Deutsche übers. v. L. Holländer. Berlin* 1877.
H. Watney. *The minute anatomy of the Thymus. Philos. Trans. Royal Soc. P. III.* 1882.
K. F. Wenckebach. *De Ontwikkeling en de Bouw der Bursa Fabricii. Inaug. Diss. Utrecht* 1888.
R. Wiedersheim. *Die feineren Strukturverhältnisse der Drüsen im Muskelmagen der Vögel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII.* 1872.
Derselbe. Ueber die mechan. Aufnahme der Nahrungsmittel in der Darmschleimhaut. Freiburger Festschrift zur 56. *Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte.* 1883.
A Wölfler. *Ueber die Entwicklung der Schilddrüse. Berlin* 1880.
Derselbe. Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste bei Amphibien. Ebendaselbst. Bd. XIII. 1887.

G. Athmungsorgane.

Die Athmungsorgane der Wirbelthiere sind in topographischer, wie in genetischer Beziehung aufs Engste an das Darmrohr geknüpft und zerfallen in **Kiemen** und **Lungen**. Erstere, als die phyletisch

älteren Organe, sind auf die Wasserathmung berechnet und liegen im Bereich des primären Munddarmes resp. der Visceral- oder Kiemenbogen; letztere stellen paarige, sackförmige Ausstülpungen des Vorderdarmes dar, welche in den Leibesraum zu liegen kommen und der Luftathmung dienen. Möglicherweise fallen auch die Lungen phylogenetisch unter den Gesichtspunkt eines hintersten Kiementaschenpaares, das nicht mehr zum Durchbruch gegen die äussere Haut gelangt, sondern coelomwärts auswachsend, sich entwickelte.

Beide Apparate können sich bei einem und demselben Thiere neben einander entwickeln, allein es tritt, abgesehen von seltenen Ausnahmen (Dipnoër und vielleicht auch Siren unter den Ichthyoden), immer nur einer davon in Funktion, so dass sie sich also in physiologischer Beziehung gegenseitig geradezu ausschliessen. Das Ausschlaggebende hierbei sind die Circulationsverhältnisse, indem nur dort eine Respiration denkbar ist, wo venöse, d. h. mit Kohlensäure geladene Blutbahnen mit dem umgebenden Medium derart in Contact treten, dass jenes Gas abgegeben und dafür ein anderes, nämlich Sauerstoff, aufgenommen und mittelst eines arteriellen Blutstromes dem Körper zugeführt werden kann.

So lange diese Bedingungen für eine Oxydation des Blutes nicht erfüllt sind, so lange kann man auch nicht von einem Athmungsorgane reden. Ich habe dabei die sogenannte **Schwimmblase** der Fische im Auge, welche zwar genau nach dem Modus einer Lunge, d. h. als Ausstülpung aus dem Vorderdarm, entsteht, zu keiner Lebensperiode jedoch jene Kreislaufsverhältnisse aufweist. Sie erhält vielmehr stets nur arterielles Blut aus der Aorta und giebt venöses Blut wieder ab; folglich ist sie nur in morphologischem, nicht aber in physiologischem Sinne eine Lunge.

I. Kiemen.

Sie stellen, wie schon zu wiederholten Malen hervorgehoben worden ist, eine Reihe hinter einander liegender, bilateral angeordneter, auf eine Vergrösserung der Athmungsfläche berechneter Ausstülpungen des primitiven Vorderdarmes vor, welche im Laufe der Entwicklung durch die äussere Haut durchbrechen. So ist ein Durchgangsweg für das durch den Mund einströmende Wasser geschaffen, und um den an dasselbe gebundenen Sauerstoff in möglichst ausgiebiger Weise zu absorbiren, macht sich im Bereich jener Oeffnungen das Bestreben geltend, blätterige oder fadenartige, reich vascularisirte Fortsätze, d. h. Kiemen, zu entwickeln. Jene zerfallen, je nach ihrer Lage in innere und äussere.

Während nun die **Fische** zeitlebens functionirende Kiemen besitzen, gilt dies nur für einen kleinen Theil der Amphibien, nämlich für die **Ichthyoden;** alle übrigen durchlaufen nur in ihrer Jugend ein Kiemenstadium und werden später lungenathmend, so dass man aus dem Studium dieser einen Thiergruppe ein vortreffliches Bild der phyletischen Entwicklung gewinnt, welche sämmtliche höhere Vertebraten einst durchlaufen haben müssen.

Mit der Gruppe der Amphibien schliesst das Auftreten von functionirenden Kiemen ein für allemal ab. Welch mächtigen Factor aber die Kiemenathmung in der Organisation des Thierkörpers

darstellt und wie sie sich in Zeiträumen von ungemessener Dauer darin befestigt hat, beweist der Umstand, dass sie bis zu den höchsten Thierformen, den Säugern hinauf, im Auftreten von Kiementaschen beziehungsweise -Furchen[1]) und -Bogen, sowie in einer bestimmten Anordnung des Gefässsystems ihren morphologischen Ausdruck findet. Somit können wir mit vollster Sicherheit den Satz aussprechen, dass auch die Amnioten in ihrer Stammesgeschichte ein Stadium durchlaufen haben müssen, in welchem sie einmal kiemenathmend waren.

Auf den Functionswechsel, dem ihr Kiemenskelet nach Ablauf jener Periode theilweise unterlag, habe ich schon früher, im Capitel über das Kopfskelet und das Gehörorgan, hingewiesen.

Bei Cheloniern, Sauriern[2]), Ophidiern und Vögeln legen sich noch fünf Kiementaschen an, allein da und dort, wie z. B. bei Lacerta, brechen nur noch die drei vordersten durch, die vierte nur ausnahmsweise, die fünfte nie. Aehnlich verhält es sich bei Vögeln, wo sich übrigens auch schon das dritte Paar nur ausnahmsweise nach aussen öffnet, während dies beim vierten und fünften (inconstant auftretenden) nie geschieht (van Bemmelen). Bei Säugethieren treten nur noch Kiementaschen auf und hier, wie überall, tragen die am weitesten nach hinten liegenden einen durchaus rudimentären Charakter, eine Thatsache, welche im Verhalten des Kiemenapparates der Anamnia eine Parallele findet. So macht sich also in der Phylogenie wie in der Ontogenie eine in proximaler Richtung fortschreitende Reduction der Kiemenspalten und -bogen bemerklich.

Fische.

Bei **Amphioxus** wird die Kiemenhöhle durch eine Schleimhautfalte, in welcher sich ein Muskel entwickelt, von der Mundhöhle abgeschlossen. Die Respirationskammer erstreckt sich, von zahlreichen elastischen, unter der Herrschaft von Muskeln stehenden Stäben gestützt, fast bis zur Mitte des Körpers nach rückwärts. In einer gewissen Entwicklungsperiode münden die 80—100 Kiemenspalten frei nach aussen, später aber werden sie von zwei seitlichen Hautfalten überwachsen, wodurch ein sogenannter Peribranchialraum gebildet wird. Von hier aus wird das ausgeathmete Wasser weiter nach hinten geführt und aus einer hinter der Körpermitte gelegenen Oeffnung, dem sogenannten Porus abdominalis, oder, wie er richtiger heissen würde: Porus branchialis, entleert (vergl. das über die Pori abdominales handelnde Capitel).

Diese, auf uralte Verhältnisse zurückweisende, auf einen sehr grossen Abschnitt des Körpers sich erstreckende Ausdehnung des Kiemenapparates erfährt schon bei den **Cyclostomen** eine bedeutende Einschränkung.

Wir haben zunächst den Ammocoetes ins Auge zu fassen.

Hier liegt der Oesophagus in direkter Rückwärtsver-

1) Der Ausdruck Kiemenfurchen bezieht sich auf den Menschen und viele Säugethiere, weil es hier zwischen Entoderm und Ektoderm in der Regel nicht mehr zum Durchbruch d. h. zu keiner Spaltbildung mehr kommt. Ausnahmsweise, wie z. B. bei Rinds- und Schafembryonen, kann dies übrigens noch der Fall sein.

2) Lacerta vivipara zeigt sogar noch die Anlage einer sechsten Kiemenspalte.

längerung der Kiemenhöhle (Fig. 239 *A*) und am Eingang zur letzteren befindet sich eine musculöse Schleimhautfalte (Fig. 240 *V*), das sogenannte Velum oder Mundsegel. Die bei Ammocoetes vorhandenen sieben[1]), mit blattartigen Schleimhautfältchen besetzten Kiemenspalten persistiren auch bei Petromyzon, allein hier wird der Kiemenkorb nach hinten blindsackartig abgeschlossen, während das Darmrohr, mit

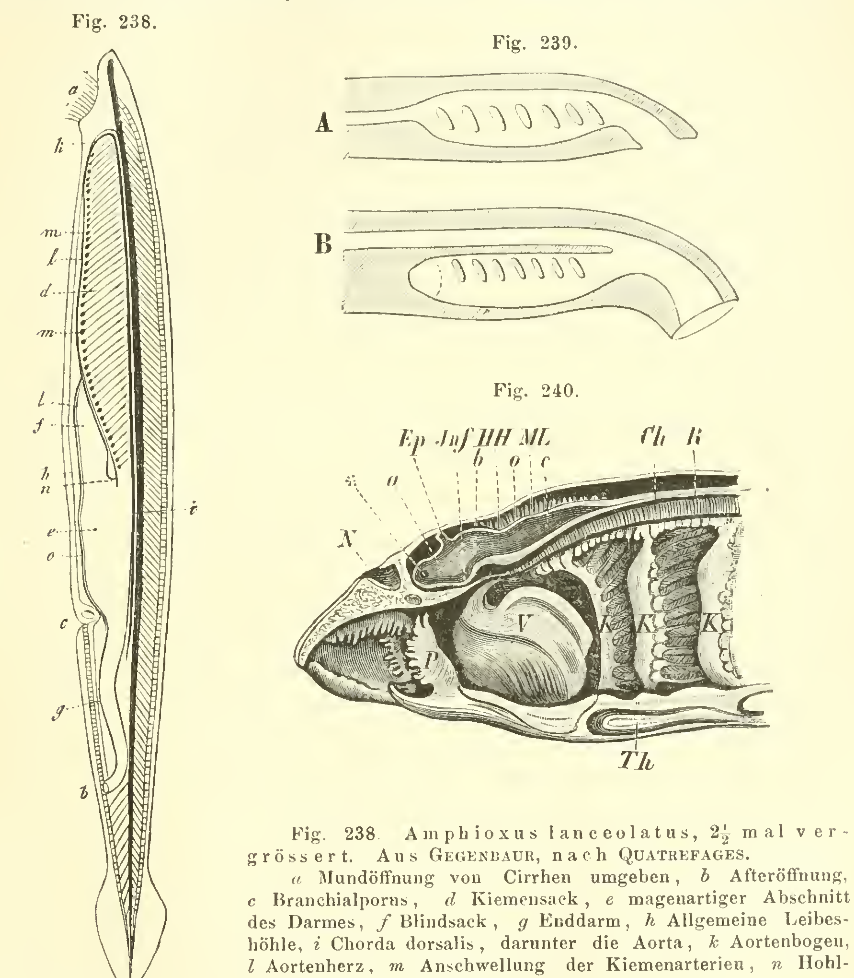


Fig. 238. Amphioxus lanceolatus, $2\frac{1}{2}$ mal vergrössert. Aus GEGENBAUR, nach QUATREFAGES.

a Mundöffnung von Cirrhen umgeben, *b* Afteröffnung, *c* Branchialporus, *d* Kiemensack, *e* magenartiger Abschnitt des Darmes, *f* Blindsack, *g* Enddarm, *h* Allgemeine Leibeshöhle, *i* Chorda dorsalis, darunter die Aorta, *k* Aortenbogen, *l* Aortenherz, *m* Anschwellung der Kiemenarterien, *n* Hohlvenenherz, *o* Pfortaderherz.

Fig. 239. Längsschnitt durch den Kopf von Ammocoetes (*A*) und Petromyzon (*B*). Schema.

Fig. 240. Längsschnitt durch den Kopf von Ammocoetes.

V Velum, *P* Papillen der Schleimhaut, *K K K* die drei vordersten Kiemen, *Th* Gl. thyreoidea (Hypobranchialrinne), *N* Nasensack, * Eingang in den Bulbus olfactorius von der Höhle (*a*) des Vorderhirns aus, *Ep* Epiphyse, *Jnf* Infundibulum, *HH* Hinterhirn, *ML* Medulla oblongata, *b*, *c* Höhlen dieser Hirntheile, *o* Subduralraum, *Ch* Chorda dorsalis, *R* Rückenmark.

---

1) Bei Ammocoetes legen sich ursprünglich acht Kiemenspalten an, allein das erste Paar, woraus bei höheren Fischen das Spritzloch wird, geht später spurlos zu Grunde.

der Herausbildung eines Saugmaules, nach vorne auswächst. In Folge dessen geräth man vom Munddarm aus in zwei Hohlräume, einen ventral liegenden Kiemensack und einen dorsal liegenden Oesophagus (Fig. 239 *B*).

Während nun bei Petromyzonten die einzelnen Kiemengänge frei nach aussen münden, ist dies bei Myxine nicht der Fall; hier ist vielmehr insofern eine Modification jenes ursprünglicheren Verhaltens eingetreten, als die äusseren Kiemengänge zu langen Röhren ausgewachsen sind, welche jederseits zu einem gemeinsamen, langen Gange zusammenfliessen. Dieser mündet weit hinten vom Kiemenapparat an der Bauchseite des Thieres aus.

Von den **Selachiern** an treten die Kiemen in engere Beziehungen zu den Visceralbogen, d. h. sie sitzen ihrer convexen Seite in Gestalt von dicht gedrängten, kammartig angeordneten Blättern unmittelbar auf (Fig. 241).

Dabei sind sie auf beiden Seiten der die einzelnen Kiementaschen von einander trennenden Septa festgewachsen, so dass also jedes Septum sowohl an seiner vorderen, als an seiner hinteren Fläche Kiemenblättchen trägt.

In der Regel existiren bei Selachiern fünf Kiemenspalten, allein die primitivsten Formen, die Notidaniden, besitzen noch 6—7, und da auch das Spritzloch, sowie gewisse bei Selachier- und Rochen-Embryonen an der Hintergrenze des Kiemenapparates auftretende, taschenartige Ausstülpungen der Schleimhaut (vergl. die bei der Gl. thyreoidea erwähnten Suprapericardialkörper, VAN BEMMELEN) unter denselben morphologischen Gesichtspunkt fallen, so erhellt daraus, dass der Kiemenapparat der Selachier früher eine grössere Ausdehnung besessen haben muss.

Während nun die Kiementaschen der Selachier je einzeln für sich, d. h. mit getrennten Oeffnungen, nach aussen münden, handelt es sich von den **Ganoiden** an um keine abgekammerten Kiementaschen mehr. Man geräth also durch die inneren (pharyngealen) Kiemenspalten, nach aussen vordringend, jenseits der Kiemenblättchen in eine gemeinsame Branchialhöhle, welche von dem Kiemendeckel und von der Branchiostegalmembran (vergl. das Kopfskelet) der Art überlagert wird, dass nur eine einzige Ausgangsöffnung für die Kiemenhöhle übrig bleibt (Fig. 242).

In der Regel besitzen die **Teleostier**[1]) nur vier kiementragende Visceralbogen und dasselbe gilt für alle Ganoiden. Dass aber alle diese Fische so gut wie die Selachier in früheren Perioden einen reicher entfalteten Kiemenapparat besessen haben müssen, beweist die bei manchen Ganoiden zeitlebens, bei Teleostiern aber nur ontogenetisch, im Bereich des Hyoids resp. des Spritzloches noch auftretende, rudimentäre Pseudobranchie oder Spritzlochkieme, sowie die an der unteren und inneren Fläche des Kiemendeckels sitzende Kiemendeckelkieme (Acipenser, Lepidosteus, Teleostier-Embryonen). Letztere ist physiologisch noch als Kieme thätig, erstere dagegen erhält arterielles und entleert venöses Blut („Pseudobranchie")[2]).

1) Bei Teleostiern kommt zuweilen eine Reduction auf drei, ja sogar auf zwei vor.

2) Die Pseudobranchie erhält ihr Blut aus dem vordersten der bei Teleostiern sich anlegenden sechs Arterienbogen. F. Maurer hat ihren früheren Namen Arteria hyoidea durch Arteria hyo-mandibularis passend ersetzt. Sie ist nach dem genannten Autor der Spritzlochkieme der Selachier und Ganoiden homolog.

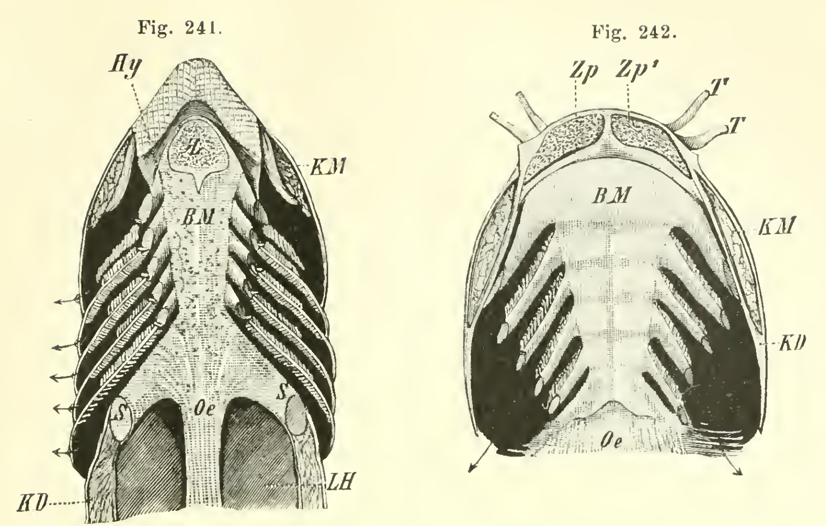


Fig. 241. Flächenschnitt durch einen Selachierkopf, halbschematisch. Man sieht auf den Boden der Mundhöhle.

KM Kiefermuskulatur, *Z* Zunge, *Hy* Hyoidbogen, durchschnitten; dahinter liegen fünf durchschnittene, echte Kiemenbogen, *BM* Mundschleimhaut, *Oe* Oesophagus, *S*, *S* Schultergürtel durchschnitten, *LH* Leibeshöhle. Die Pfeile bedeuten die Ausmündungen der fünf Kiementaschen.

Fig. 242. Flächenschnitt durch den Kopf von Silurus glanis, halbschematisch.

T T Tentakel, *Zp*, *Zp*¹ Zahnplatten des Unterkiefers, *BM* Mucosa oris, *Oe* Oesophagus, *KM* Kiefermuskulatur, *KD* Kiemendeckel, hinter welchem (bei dem Pfeil) der gemeinsame Kiemenraum ausmündet.

Bei manchen Teleostiern, zumal bei Schlammbewohnern (manche Siluroiden, Clupeiden, Labyrinthobranchia und Characiniden), entwickeln sich im hinteren Bereich der Kiemenhöhle, unter den mannigfachsten Modificationen des Kiemenskeletes, gewisse Apparate (sackförmige Ausstülpungen, Blätter- und Maschenwerke, Wundernetzbildungen etc.) zur Aufnahme von Wasser und Luft. Dieselben gestatten, als accessorische Athmungsorgane fungirend, den betreffenden Fischen wenigstens vorübergehend ein amphibienartiges Leben d. h. eine temporäre Luftathmung.

Sämmtliche über den Cyclostomen stehende Fische athmen, indem sie Wasser in die Mundhöhle einschlucken und durch Verengerung der letzteren durch die Kiemen wieder ausstossen. Dabei heben und senken sich die Kiemenbogen, entfernen sich bei der Inspiration von einander und nähern sich bei der Exspiration.

Dipnoër.

Sie sind, wie der Name besagt, je nach dem umgebenden Medium, bald **Kiemen-** bald **Lungenathmer.** Was den Kiemenapparat betrifft, so erregt er deswegen unsere ganz besondere Aufmerksamkeit, weil bei Protopterus (Fig. 67 *K*) neben den auf den Visceralbogen sitzenden inneren Kiemen, welche sich wie bei Fischen als entodermale Bildungen entwickeln, auch noch äussere vorkommen. Diese liegen

zu dreien an der hinteren, oberen Grenze des Schulterbogens, wo sie durch Bindegewebe und Gefässe, welche sie aus dem II., III. und IV. Aortenbogen erhalten, befestigt sind. Auch bei Selachiern, Polypterus und Cobitis werden in den Jugendstadien äussere, auf die Resorption des Dotters, also auf eine nutritive Thätigkeit berechnete Kiemenfäden angetroffen [1]).

Aehnlich, wie bei Ganoiden und Teleostiern, findet sich auch bei Dipnoërn nur eine einzige, von einem (allerdings rudimentären) Kiemendeckel überlagerte, äussere Oeffnung.

Die Kiemen des Ceratodus sind viel mehr nach dem Teleostiertypus gebaut und von den fünf Branchialbögen tragen vier vollkommene Kiemen. Die vierte Kieme ist der Innenfläche des Schulterbogens angeheftet. Das Hyoid trägt eine Pseudokieme. Ceratodus besitzt jederseits zwei äussere Kiemenöffnungen.

Bei Protopterus trägt der erste Bogen nur eine Pseudokieme, der zweite und dritte gehen ganz leer aus, der vierte, fünfte und sechste dagegen sind je mit einer doppelten Reihe von Kiemenblättern besetzt.

Amphibien.

Bei allen **Urodelenlarven** und **Ichthyoden**, bei denen sich stets noch fünf Kiemenspalten anlegen, wovon aber die hinterste nicht mehr zum Durchbruch gelangt, handelt es sich um drei übereinander liegende, von oben nach unten an Grösse abnehmende, frei über die äussere Haut hervorragende bindegewebige, durch keinen Knorpel gestützte Kiemenbüschel. Sie entstehen vom Ektoderm her [2]) in Form kleiner Höckerchen, die bald eine fingerförmige Lappung zeigen, an der seitlichen Halsgegend und sind später an ihren Rändern blätterartig gelappt, quastenartig, mit Fransen versehen, oder auch fein baumartig verzweigt, zeigen also die mannigfachsten, auf eine Vergrösserung der Respirationsfläche berechneten Einrichtungen. Sie stehen, den hintersten (äussersten) Enden der drei vordersten Kiemenbogen aufsitzend, wie bei Fischen unter der Herrschaft einer complicirten Muskulatur und sind, im Interesse der stetigen Erneuerung des umgebenden Mediums, mit Flimmerepithel überzogen.

Beim Axolotl und den Salamandridenlarven existiren vier, bei Menobranchus und Proteus nur zwei innere, die Schlundwand durchbohrende Kiemenspalten. Jene zeigen also ein primitiveres, diese dagegen ein reducirteres Verhalten. An der äusseren Haut ist stets nur eine einzige, von einer wie ein Kiemendeckel angeordneten Hautfalte überlagerte Oeffnung vorhanden.

Bei Derotremen schwinden die Kiemen vollständig, es erhält sich aber ein zwischen dem III. und IV. Branchialbogen liegendes Kiemenloch.

---

1) Bei Selachiern sitzen die äusseren Kiemenfäden stets in der Tiefe der Kiemenspalten fest, sie sind also entodermaler Natur und mit den später zu schildernden, aus dem Ektoderm hervorgehenden, Kiemenfransen der Amphibien nicht homolog. Wie sich hierin die Dipnoër verhalten, ist nicht bekannt.

2) Höchstwahrscheinlich sind auch die secundären, inneren Kiemen (s. u.) der Anuren ektodermalen Ursprungs. In diesem Fall würde es sich auch bei ihnen (im Gegensatz zu Fischen, wo die entodermal entstehenden Kiemen auf eine Darmathmung hinweisen), wie bei den äusseren Kiemen, um eine Hautathmung handeln. (F. Maurer).

Die bei **Anuren** anfangs vorhandenen äusseren Kiemen schwinden schon nach kurzem Bestand und machen inneren, anders gestalteten, Platz. Dabei rückt die äussere Respirationsöffnung immer weiter ventralwärts, um hier, sei es in der Medianlinie, oder seitlich davon, mit derjenigen der anderen Seite zu confluiren.

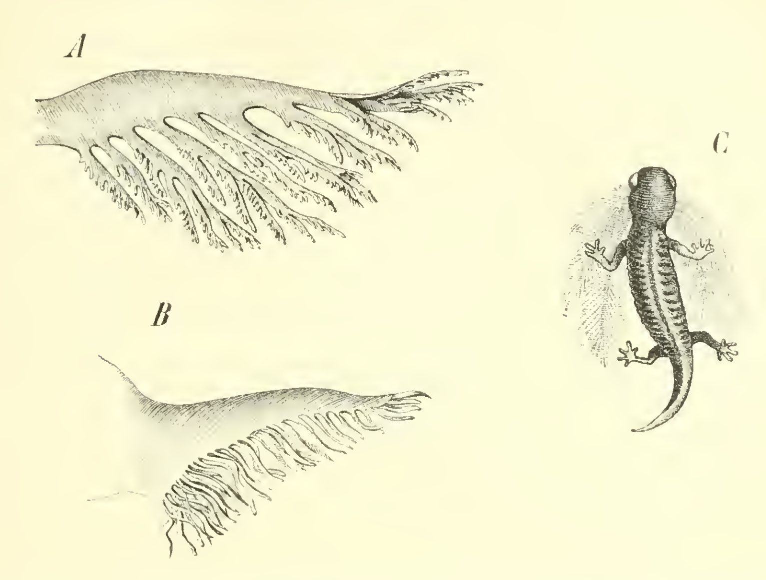


Fig. 243. Aeussere Kiemen von Urodelen. ***A*** von Siren lacertina, ***B*** von Siredon pisciformis, ***C*** von Salamandra atra, Larve, (Letztere Figur nach Chauvin).

Wie bei Salamanderlarven und beim Axolotl, so kann man auch im Jugendstadium der Anuren von einer Kiemendeckel- oder Opercularfalte reden, welche die äusseren Kiemenöffnungen theilweise überwächst. Nie kommt es aber dabei zu einem knorpeligen oder gar knöchernen Stützskelet derselben; sie besteht vielmehr stets nur aus Bindegewebe, welches von der äusseren Haut einen Ueberzug erhält.

Betreffs der Kiemen besteht bei sehr jungen Froschlarven ein Zustand, welcher dem bleibenden Kiemenapparate der Urodelen entspricht. Dies gilt nicht nur für die Gleichartigkeit und die Anordnung der äusseren Kiemen an den drei vorderen Kiemenbogen, sondern auch für das Verhalten der Blutgefässe. Der einzige Unterschied bezüglich der letzteren besteht darin, dass sich bei Anuren die primären Arterienbogen einige Zeit vor den secundären Kiemenarterien anlegen, während bei Urodelen ihre Anlage gleichzeitig erfolgt. Diese geringe Differenz schliesst nicht aus, dass man bei beiden von homologen Verhältnissen reden kann (F. Maurer).

Bei der Metamorphose der Amphibien schliesst sich die äussere Kiemenöffnung vollständig, sie wird von der Haut der Opercularfalte überwachsen, und damit ist der Anstoss zu veränderten Kreislaufsverhältnissen gegeben, wie sie beim Blutgefäss-System zur Erörterung kommen werden.

Die äusseren Kiemen der Amphibien können den allerverschiedensten Formänderungen unterliegen, wobei Anpassungserscheinungen eine grosse Rolle spielen.

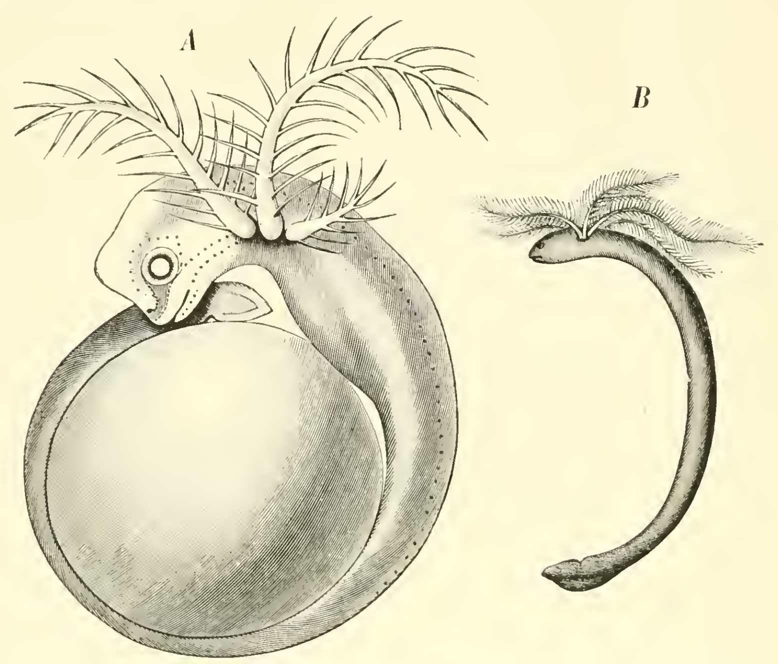


Fig. 244. **A** und **B**. Aeussere Kiemen von Epicrium glutinosum. Nach SARASIN.



Fig. 245. Aeussere Kiemen von Coecilia compressicauda. Nach SARASIN.

Welche Ausdehnung sie bei der Larve der viviparen Salamandra atra erreichen, lehrt ein Blick auf Fig. 243 C. Von ähnlichem, ebenfalls gefiedertem Charakter erscheinen sie bei gewissen Gymnophionen, wie z. B. bei Epicrium glutinosum (SARASIN); bei andern dagegen, wie bei Coecilia compressicauda, kommt es zur Entwicklung von zwei hinter dem Kopf hervorstehenden, grossen Lappen, auf denen sich die Gefässe verzweigen und die wohl in ihrer natürlichen Lage den Körper der Larve mantelartig umhüllen (Fig. 244, 245).

Auch bei Anuren finden sich interessante Umgestaltungen der ursprünglichen Kiemenformen. So kommt es z. B. bei Notodelphys zur Entwicklung von glockenförmigen, reich vascularisirten Kiemen, welche durch einen hohlen Stiel mit den Kiemenbogen in Verbindung stehen.

Ausser den eigentlichen, für die Respiration bestimmten Apparaten sehen wir bei gewissen Amphibien resp. deren Larven auch noch andere Organe mit jener physiologischen Aufgabe betraut. So fungirt bei dem Embryo des seine ganze Entwicklung im Ei durchlaufenden Hylodes martinicensis (Antillenfrosch) der dem Körper dicht anliegende, breite Schwanz als Athmungsorgan[1]).

Bei Rana opisthodon (Bewohner der Salomons-Inseln), wo die ganze Entwicklung, wie bei Hylodes mart., ebenfalls im Ei abläuft, dienen etwa neun, auf beiden Seiten der Bauchhaut liegende, in Querreihen angeordnete Falten als Respirationsorgane (vergl. das Gebiss der Reptilien).

II. Schwimmblase und Lungen.

1) Die Schwimmblase.

Beide verfolgen, wie oben schon erwähnt, denselben Entwicklungsplan und weichen morphologisch nur insofern von einander ab, als die Lungen ausnahmslos aus der ventralen Seite des primären Vorderdarmes hervorwachsen, während dies bei der Schwimmblase nur ausnahmsweise der Fall ist (Polypterus, Erythrinen). In der Regel handelt es sich dabei um die dorsale Seite des Vorderdarmes und zwar um irgend eine Stelle derselben, d. h. bald weiter vorne, bald weiter hinten. Der Verbindungsgang (Ductus pneumaticus) kann, wie z. B. bei allen Ganoiden und vielen Teleostiern (Physostomen), zeitlebens offen bleiben, oder kann er, wie bei andern Teleostiern (Physoklisten), später obliteriren und zu einem bindegewebigen, soliden Strang degeneriren. Im letzteren Fall wird es sich selbstverständlich um keine von aussen eindringende Luft handeln und man hat an eine,

---

1) Bei Pipa handelt es sich wahrscheinlich um ähnliche Verhältnisse, ob dies aber auch für den im Sommerschlaf befindlichen Protopterus gilt, ist mir, nachdem ich neuerdings gegen hundert lebende Exemplare aus ihrer Schlammumhüllung zu befreien und auf ihre biologischen Verhältnisse genauer zu untersuchen Gelegenheit hatte, sehr zweifelhaft geworden. Der Schwanz zeigte sich allerdings hie und da zart geröthet, allein dies war durchaus nicht bei jedem Thier der Fall und nie traf ich eine so intensive Röthung, wie ich sie im Jahr 1887 an zwei Exemplaren beobachtet hatte.

Wie mein Schüler, W. N. PARKER, constatiren konnte, bildet jeder Protopterus, bevor er sich zum Sommerschlaf anschickt, durch Aspiration des ihn umgebenden Hautsekretes eine kleine Röhre, die er wie eine Pfeife zwischen den Lippen hält. Indem dieselbe an jener Stelle, wo die den Körper umhüllende häutige Kapsel deckelartig abgeschlossen ist, durch eine feine Oeffnung nach aussen mündet, ist für die atmosphärische Luft eine gesicherte Zuleitung geschaffen.

von der Schwimmblasenwand selbst ausgehende Gasausscheidung zu denken.

Stets liegt die Schwimmblase retroperitoneal, dorsalwärts im Leibesraum zwischen Wirbelsäule (resp. Aorta und Urogenitalapparat) und Darmcanal. Sie stellt einen, häufig der ganzen Leibeshöhle an Länge gleichkommenden, unpaaren oder paarigen, mit bindegewebigen, elastischen und musculösen Wänden versehenen Sack dar.

Beide Hälften können symmetrisch oder asymmetrisch entwickelt sein und wieder in andern Fällen (gewisse Teleostier) zerfällt das unpaare Organ durch Einschnürungen in mehrere hinter einander liegende Abtheilungen; endlich kann es da und dort zu blinddarmähnlichen, mehr oder weniger zahlreichen Aussackungen kommen.

Was die Innenfläche der Schwimmblase betrifft, so ist sie entweder glatt, oder durch ein einspringendes, gröberes oder feineres Balkensystem maschig, schwammartig. Man wird dadurch unwillkürlich schon an die Lunge der Dipnoër und Amphibien erinnert (Fig. 246).

Auf die da und dort existirenden Beziehungen zwischen der Schwimm-

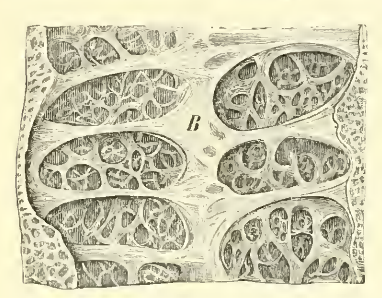


Fig. 246. Innenfläche der Schwimmblase von Lepidosteus mit dem Trabekelsystem. *B* Fibröses Längsband.

blase und dem Gehörorgan habe ich früher schon aufmerksam gemacht.

Auf Grund der Kreislaufsverhältnisse, wonach die Schwimmblase stets arterielles Blut empfängt und venöses abgiebt, kann es sich um keinen respiratorischen, sondern nur um einen hydrostatischen Apparat handeln, der dem betreffenden Fisch das Steigen und Sinken im Wasser ermöglicht [1]).

1) Die Lungen.

Die Lungen entwickeln sich an der hinteren Grenze jener taschenförmigen Ausstülpungen, die wir schon früher als Kiemen- oder Schlundspalten kennen gelernt haben.

Der Vorderarm geht bei der ersten Anlage der Lunge, unmittelbar über dem fünften resp. sechsten Aortenbogen, in eine seitlich comprimirte Gestalt über und wird durch eine von rechts und links her einspringende Längsfalte in eine dorsale und ventrale Partie getheilt.

Letztere treibt am hinteren (caudalen) Ende eine sackförmige unpaare Ausstülpung hervor, welche anfangs noch durch eine weite Mündung mit dem Darmlumen in Verbindung steht.

Bald zerfällt dieses primitive Lungensäckchen durch eine Längsfurche in zwei Seitenhälften, welche in der Richtung von unten nach oben, d. h. oralwärts, immer freier werden und sich vom Darmrohr

1) Amphioxus und den Cyclostomen fehlt eine Schwimmblase gänzlich, und ob bei Selachiern ein kleines Divertikel der dorsalen Schlundwand als Andeutung einer solchen betrachtet werden darf, steht noch dahin.

immer mehr emancipiren (Fig. 247, **A, B, C**). In einem weiteren Entwicklungsstadium kann man nun jederseits einen eigentlichen **Lungensack** sowie ein röhrenförmiges Ansatzstück, den primitiven **Bronchus**, unterscheiden; beide Bronchen zusammen münden in die noch kurze **Trachea** (Luftröhre). Am oberen Ende derselben, d. h. an der Abgangsstelle des gesammten Tractus respiratorius vom primitiven Darmrohr, entwickelt sich der **Larynx** (Kehlkopf).

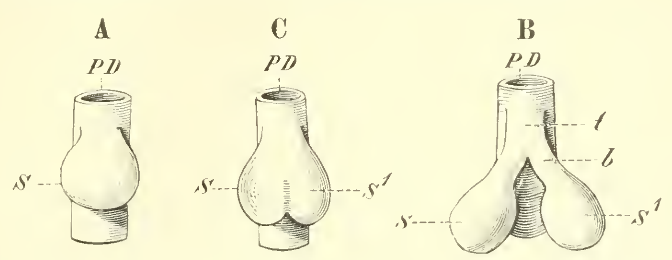


Fig. 247 *A*, *B*, *C*. Schematische Darstellung der Lungenentwicklung.
PD Primitives Darmrohr, *S*, *S*1 das anfangs unpaare, später aber paarig werdende Lungensäckchen, *t* Trachea, *b* Bronchus.

Daraus erhellt, dass der eigentliche Lungensack als das phyletisch ältere Gebilde, dagegen Bronchen, Trachea und der Kehlkopf als spätere Erwerbungen zu betrachten sind. Dieser Satz erhält auch durch die vergleichende Anatomie seine Bestätigung.

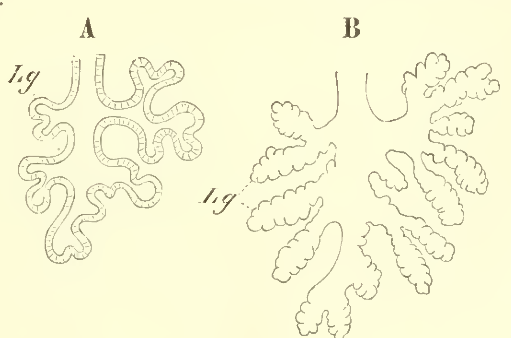


Fig. 248. Zwei Entwicklungsstadien der Säugethierlunge; *A* früheres, *B* älteres Stadium.
Lg in *A* bezeichnet die primären, *Lg* in *B* die secundären Lungenbläschen.

An dieser Entstehungsweise der Lunge sind beide Blätter des Darmcanales, d. h. das Mesoderm und das Entoderm betheiligt; letzteres aber spielt in den ersten Entwicklungsstadien weitaus die Hauptrolle und ist als das treibende formative Prinzip zu betrachten. Es erzeugt hohle Aussackungen und Knospen, welche in das umgebende, reich vascularisirte, Muskeln und Bindesubstanz führende, mesodermale Gewebe hineinwuchern und unter immer fortdauernder Abschnürung ein ganzes Bäumchen von hohlen Canälen d. h. Bronchen II. III. etc. Ordnung mit kolbig angeschwollenen Enden (Infundibula und Alveolen) erzeugen.

Das die Binnenräume der Bronchen auskleidende Epithel ist mit Cilien besetzt.

Auf diese Weise kommt es — und dies gilt namentlich für die höheren Vertebraten — zu einer starken Vergrösserung der Athmungs-

fläche d. h. zu einer Steigerung der physiologischen Leistungsfähigkeit des Organes. Der in der aufsteigenden Thierreihe hierin sich aussprechende Fortschritt findet eine Parallele in der Ontogenese, und dies gilt auch für den da und dort zu beobachtenden Zerfall der Lunge in **Lappen** (Lobi), welch letztere stets als secundäre, wenn auch ontogenetisch oft sehr früh auftretende, Erwerbungen zu betrachten sind.

Im Folgenden werde ich nun die Luftwege, d. h. also Larynx, Trachea und Bronchus, und die eigentliche Lunge getrennt besprechen.

Luftwege.

Die Wandungen der Luftwege bestehen entweder nur aus Bindegewebe, Muskel- und elastischen Fasern, oder es handelt sich — und dies kann im Allgemeinen als die Regel gelten — auch um Knorpelelemente, d. h. um ein Stützskelet, welches durch seine Elasticität für ein Offenbleiben des gesammten Canalsystems sorgt. Am Kehlkopf gelangen die Knorpeltheile zu kräftigerer Entwicklung und stellen hier einen Rahmen dar, in welchem schwingende Membranen, die **Stimmbänder (Ligamenta vocalia)**, ausgespannt sind.

Die in diesem Kehlkopfgerüste auftretenden Knorpel sind, wie ich dies schon in der ersten Auflage meines Lehrbuches ausgesprochen habe, als die phyletisch ältesten hyalinen Stützelemente des gesammten Respirationsapparates zu betrachten. Die Knorpelelemente der **Trachea** und der **Bronchien**, welche phyletisch jüngere Bildungen repräsentiren, sind offenbar erst in Folge einer allmählichen Verlängerung des Luftrohres und der daraus folgenden Nothwendigkeit, durch Stützelemente ein präexistirendes Lumen zu gewinnen, entstanden.

Die Länge der Luftwege steht in der Regel im Verhältniss zur Länge des Halses, doch kann dieser Satz, wie gewisse Ichthyoden und Derotremen, die Gymnophionen und manche Reptilien beweisen, zuweilen eine Einschränkung erfahren. Hier wie dort spielen die Wachsthumsverhältnisse, beziehungsweise die von ihrem Entstehungspunkt aus sich caudalwärts verschiebenden Lungen die Hauptrolle.

Dipnoër und Amphibien.

Bei **Dipnoërn** entwickelt sich am Kehlkopf noch kein Hyalinknorpel, dagegen tritt bereits ein starker radiär gefaserter Muskel auf, der aus der Pharynx-Musculatur heraus differenzirt zu denken ist, und der als Dilatator wirkt. An Stelle eines fehlenden Sphincters fungirt eine aus elastischen Fasern gebildete Ringfalte. Durch den Schlitz geräth man in einen kurzen, sackartigen Raum und von diesem aus in die Lungen. Eine eigentliche Luftröhre ist also nicht vorhanden und dies gilt ebenso gut für **Proteus** und **Menobranchus**. Allein hier macht sich insofern schon ein Fortschritt bemerklich, als ein kleiner, paariger Knorpel und ausser einem M. dilatator auch noch ein Verengerer, ein Sphincter, auftritt. Damit ist bereits die für den Kehlkopf aller höheren Vertebraten typische Grundlage geschaffen.

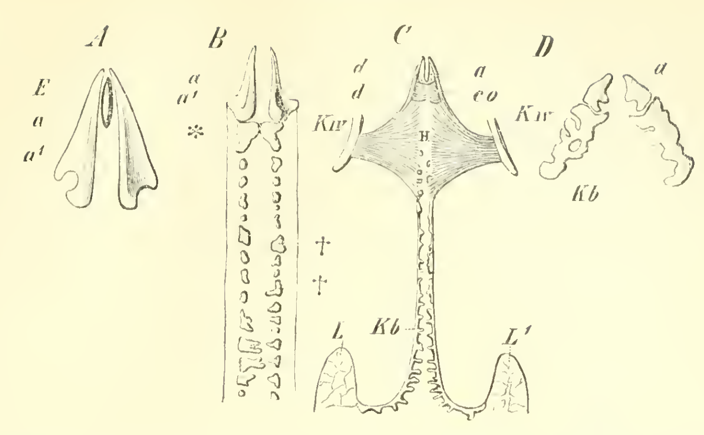


Fig. 249. Kehlkopf und Trachealgerüste von Urodelen.
A von Menobranchus, *B* von Siren lac., *C* von Amphiuma, *D* von Salamandra mac. *a* Die den Aditus ad laryngem (*E*) seitlich begrenzenden Knorpelblättchen, a^1 Muskelleiste an ihrem medialen Rand, * Knorpel, die als Vorläufer der Cartilago cricoidea der höheren Wirbelthiere zu betrachten sind, † † Knorpelsplitterchen in der Trachea von Siren, die bei Amphiuma und Salamandra bereits zu Knorpelbändern (*Kb*) zusammengeflossen sind, *KIV* vierter Kiemenbogen, von welchem der Dilatator tracheae (*d*) entspringt. Dieser fliesst von beiden Seiten her in der Trachealwand zu einer aponeurotischen Haut (*H*) zusammen und strahlt mit seinen vordersten (das vordere *d* in Fig. *C*) an den Knorpel *a* aus, so dass er auch als Dilatator laryngis fungirt, *co* M. constrictor laryngis, *L*, L^1 Lungen.

Aehnlich wie Proteus und Menobranchus verhalten sich auch alle Salamandriden, bei Siren, Amphiuma und den Gymnophionen aber kommt es bereits zu einer, durch eine grosse Zahl von Hyalinknorpeln gestützten Trachea, die eine Länge von 4—5 und mehr Centimetern erreichen kann. Ueberall, und zwar unter sehr wechselnden Formen, finden sich hier zwei den Kehlkopfeingang begrenzende stärkere Knorpelelemente, welche unter dem Einfluss eines erweiternden und verengernden Muskels stehen.

Diese noch sehr primitiven Verhältnisse ändern sich nun bei **Anuren**, wo es zur Differenzirung eines relativ hoch entwickelten Kehlkopfes, einer eigentlichen **Stimmlade**, kommt. Dieselbe steht unter der Herrschaft einer starken und reich entwickelten Muskulatur, und da schwingende Membranen hinzutreten, so kann man hier zum erstenmal von einer Stimme reden[1]). Letztere erfährt durch die vom Boden der Mundhöhle sich ausstülpenden, vom M. mylohyoideus überzogenen Schallblasen (Resonatoren) noch eine wesentliche Verstärkung. Dieselben sind bald paarig (Rana), bald unpaar (Hyla).

Was das Knorpelgerüste anbelangt, so ist es bei Rana esculenta zwischen die hinteren Zungenbeinhörner wie in eine Gabel eingelassen. Man unterscheidet einen rechts und links vom Eingang liegenden, gleichsam aus zwei Schalenhälften gebildeten (Fig. 250 *Ca*), sowie einen unpaaren, ringförmigen, mit spangenartigen Fortsätzen je eine Lungenwurzel umgreifenden Knorpel (Fig. 250 Cl^1—Cl^4). Jener entspricht dem Stell- oder Giessbeckenknorpel (Cartilago arytaenoidea), dieser dem Ringknorpel (Cartilago cri-

1) Die Lautäusserungen der Urodelen sowie diejenigen des Protopterus, wenn man ihn in seinem Sommerschlaf stört, lassen sich kaum damit vergleichen.

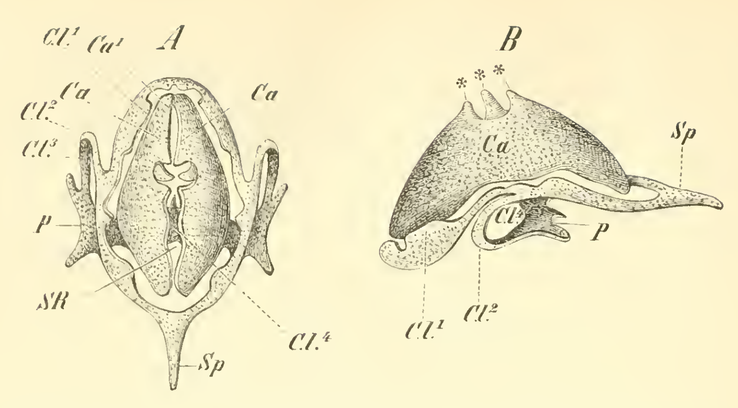


Fig. 250. Knorpeliges Kehlkopfgerüste von Rana esculenta.
A von oben, *B* von der Seite gesehen. *Ca Ca* Cartilago arytaenoidea, *Cl.*, *Cl.*¹ — *Cl.*⁴ Cartilago cricoidea. *Sp* Spiessartiger Fortsatz der letzteren. *p* Plattenartige Ausbreitung des ventralen Theiles der Cartilago cricoidea. *SR* Stimmritze. * * * Drei zahnartige Protuberanzen an den Ary-Knorpeln.

coidea) der höheren Wirbelthiere. Beide sind durch straffes Bindegewebe mit einander verlöthet und der erstere trägt an seiner medialen, concaven Fläche die oben genannten starken, schwingungsfähigen Stimmbänder.

Reptilien.

Auch hier handelt es sich im Wesentlichen um zwei Kehlkopfknorpel, nämlich um die paarige, unter dem Muskeleinfluss stehende Cartilago arytaenoidea und um die ringförmige, gewissermassen ein Stativ darstellende, Cartilago cricoidea (Fig. 251 *Ar, Cc*).

So macht sich also hierin noch kein bedeutender Fortschritt, ja im Gegentheil, was die Muskulatur betrifft, eher ein Rückschritt be-

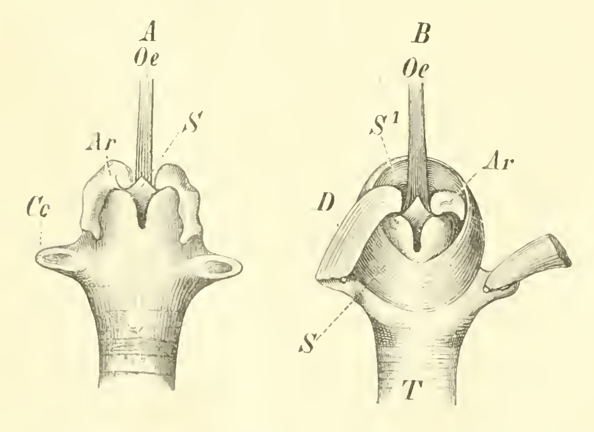


Fig. 251. Kehlkopf von Phyllodactylus europaeus.
A Kehlkopfgerüste. **B** Musculatur des Kehlkopfes. *Ar* Cartil. arytaenoidea, *Cc* Cartil. cricoidea, *S*, *S*¹ Sphincter, *D* Dilatator, *T* Trachea, *Oe Os* entoglossum.

merklich. Im Gegensatz nämlich zu den zahlreichen Dilatatoren und Constrictoren des Froschkehlkopfes begegnet man bei den Reptilien in der Regel je nur einem einzigen Erweiterer und Verengerer (Fig. 251 *D, S, S*¹).

Auf Eines muss hierbei ausdrücklich hingewiesen werden, und dies sind die nahen Lagebeziehungen, welche das Kehlkopfgerüste zum Zungenbeinapparate und speciell zur dorsalen Fläche des Zungenbeinkörpers gewinnt. In eine schalenartige Vertiefung desselben ist dasselbe z. B. bei Crocodiliern und Cheloniern fest eingelassen und erinnert so etwas an die Verhältnisse der Cartilago cricoidea zur Cartilago thyreoidea, d. h. zu dem Schildknorpel der Säugethiere.

Eine ansehnliche, stets von knorpeligen Einlagerungen gestützte Trachea kommt sämmtlichen Reptilien zu, nicht überall aber schliessen die Knorpeltheile zu vollkommenen Ringen zusammen. Auch die Bronchialwände besitzen z. gr. Th. knorpelige Einlagerungen.

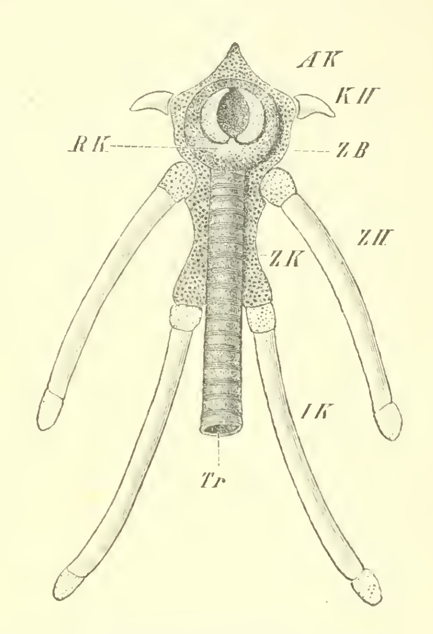


Fig. 252. Kehlkopf und Zungenbein-Kiemenbogenapparat von Emys europaea.
ZK Zungenbeinkörper (Copula), der sich bei *ZB* verbreitert und den Ringknorpel *RK* sowie die Aryknorpel *AK* trägt, *KH* kleine Zungenbeinhörner, *ZH* grosse Zungenbeinhörner (Hyoide), *IK* erster Kiemenbogen, *Tr* Trachea.

Bei Chamaeleonten stülpt sich die Kehlkopfschleimhaut ventralwärts zu einem Beutel oder Kehlsack aus, welcher durch einen besonderen Mechanismus vorübergehend abgeschlossen werden kann. Ich werde darauf bei der Besprechung der Lungen zurückkommen.

Vögel.

Hier sind zwei Kehlköpfe zu unterscheiden, ein oberer und ein unterer. Ersterer liegt an der gewöhnlichen Stelle hinter der Zunge am Boden der Mundhöhle und ist selbstverständlich demjenigen der übrigen Vertebraten homolog, aber keiner Lauterzeugung fähig. Er macht einen durchaus rudimentären Eindruck und dient nur als Eingangsöffnung für die Respirationsluft.

Von ungleich höherem Interesse ist der untere Kehlkopf (Syrinx), welcher gewöhnlich an der Uebergangsstelle der Trachea in die Bronchien, seltener am hinteren Ende der Trachea oder schon im Bereich der Bronchien selbst, gelegen ist. Er fungirt als Stimmorgan und ist als eine erst in der Reihe der Vögel gemachte Erwerbung aufzufassen.

In dem oben zuerst namhaft gemachten, am häufigsten eintretenden Falle, d. h. bei einem Larynx broncho-trachealis, handelt es sich um eine bewegliche, unter der Herrschaft einer complicirten Muskulatur stehende Verbindung der obersten Bronchialringe und dadurch um Spannung resp. Entspannung von schwingungsfähigen Mem-

branen (Membr. tympaniformis interna und externa). Auch das unterste, in ganz bestimmter Weise abgeänderte Ende der Trachea spielt dabei als sogenannte „Trommel“ eine grosse Rolle. Letztere erreicht bei Wasservögeln, wie z. B. bei männlichen Enten, eine ganz excessive Entwicklung und wird zu einer, als Resonanzapparat fungirenden Knochenblase.

Die Länge der Trachea wechselt bei Vögeln ausserordentlich und ihre Knorpelringe zeigen eine grosse Geneigtheit zu verkalken. In manchen Fällen, wie beim Schwan und Kranich, kommt die Trachea z. Th. in die hohle Crista sterni zu liegen, worin sie mehr oder weniger Windungen beschreibt, um dann wieder dicht neben ihrer Eintrittsstelle aus dem Sternum heraus- und in die Brusthöhle hinabzusteigen. Bei gewissen Vertretern der Familie der Sturnidae schiebt sie sich, zahlreiche Spiralwindungen beschreibend, zwischen Haut und Brustmuskeln hinein.

Säuger.

Drei Punkte unterscheiden den Kehlkopf der Säuger von demjenigen aller übrigen Wirbelthiere: eine sehr reiche Differenzirung der Musculatur, wobei die Constrictoren den Dilatatoren gegenüber an Zahl stets vorschlagen, das constante Auftreten eines Kehldeckels (Epiglottis)[1]) und ebenso eines eigentlichen Schildknorpels (Cartilago thyreoidea).

Der Kehldeckel dient als Schutzapparat für den Aditus ad laryngem und unterliegt zahlreichen Formschwankungen, sowie auch gelegentlichen Rückbildungen.

Der Schildknorpel, welcher wahrscheinlich im Blastem des vierten und fünften Kiemenbogens entsteht, besitzt ursprünglich (Monotremen) eine paarige Anlage. Später, bei höheren Typen, bildet er eine Knorpelkapsel, welche das übrige uns schon von den Reptilien her bekannte, aus dem Ring- und den Aryknorpeln aufgebaute Kehlkopfgerüste von seiner Ventralseite her umhüllt. Letztere dient dabei theils als Ursprungs-, theils als Ansatzpunkt wichtiger, auf die Spannung der Stimmbänder berechneter Muskeln.

Ueber den Stimmbändern, welche sich zwischen dem Schild- und den Giessbeckenknorpeln ausspannen, buchtet sich die Schleimhaut taschenartig zu den sogenannten Ventriculi Morgagni aus. Diese können bei Anthropoiden und auch bei gewissen andern Affen eine so beträchtliche Ausdehnung erfahren, dass sie als Schall- oder Resonanz-

1) Der aus einer submucösen Verknorpelung hervorgehende Kehldeckel (Fig. 253 *Ep*) zeigt die mannigfaltigsten Formen und kann rückgebildet (Sirenen) oder zu einem langen, röhrenförmigen Stück umgestaltet sein, das mit gleichfalls verlängerten Aryknorpeln einen an die hintere Nasenöffnung emporragenden Kegel bildet, durch welchen die Luftaufnahme und -Abgabe erfolgt (Cetaceen).

Die Röhre, welche bei Zahnwalen länger ist als bei Bartenwalen, und welche bei den ersteren fast senkrecht auf der Längsaxe des Kehlkopfs steht, kommt folgendermaassen zu Stande. Die Epiglottis stellt eine dorsalwärts offene, tiefe Rinne dar, deren freie Ränder in ihrer ganzen Länge durch die Ligamenta ary-epiglottica mit den Giessbecken-Knorpeln verbunden sind. Aehnliches beobachtet man auch bei den Embryonen von Phocaena und von Marsupialiern.

blasen fungiren und theilweise in den zu einer grossen Knochenblase sich umwandelnden Zungenbeinkörper zu liegen kommen (Fig. 253 *D*, 1, 2, 3).[1]

Die die Morgagni'schen Taschen von oben her begrenzenden Schleimhautfalten werden als falsche Stimmbänder bezeichnet und kommen nicht allen Säugern zu.

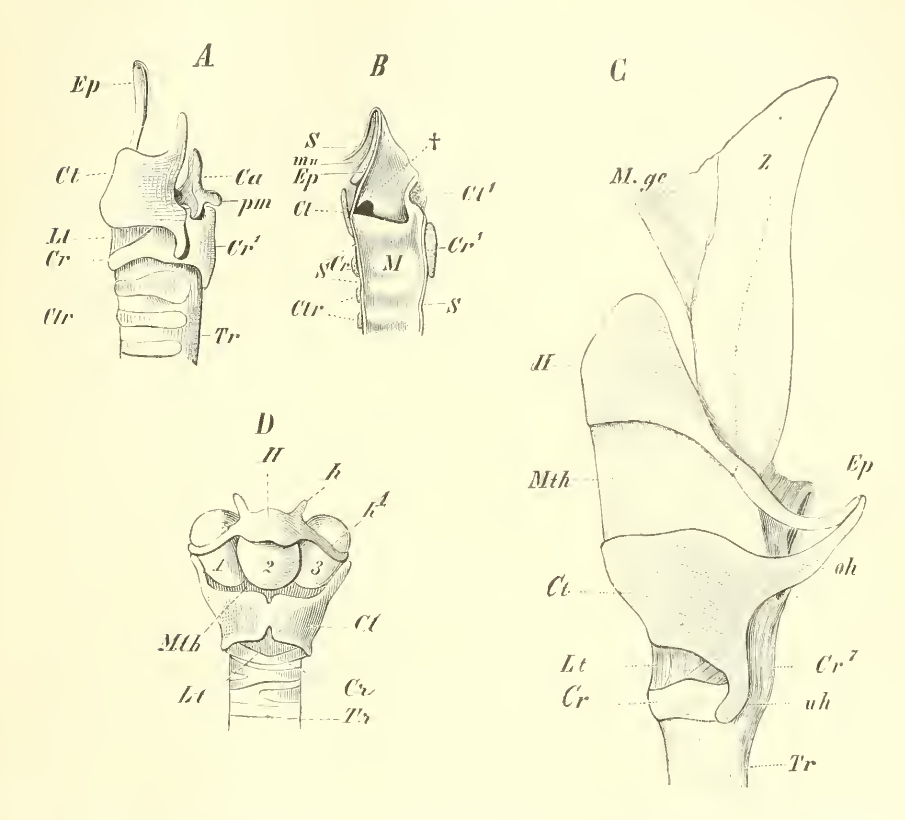


Fig. 253. Kehlköpfe von verschiedenen Säugethieren. **A** Kehlkopf vom Reh, von der linken Seite gesehen, **B** Längsschnitt durch den Kehlkopf des Fuchses, **C** Kehlkopf des Brüllaffen (Mycetes ursinus) von der linken Seite gesehen, **D** Kehlkopf von Simia troglodytes, von vorne gesehen (Ventralfläche).

Tr Trachea, *Ctr* knorpelige Trachealringe, *S* Schleimhaut der Trachea und der Zunge, *Cr* Vordere, Cr^1 Hintere, zur Platte erhobene Spange des Ringknorpels, *Ct*, Ct^1 Cartilago thyreoidea, *oh*, *uh* Obere und untere Hörner derselben, *Ca* Cartilago arytaenoidea, *pm* Processus muscularis derselben, *Ep* Epiglottis, *H* Zungenbeinkörper, *h* kleine, h^1 grosse Zungenbeinhörner, *Lt* Ligamentum crico-thyreoideum, *Mth* Ligamentum thyreo-hyoideum, *M* Morgagnische Tasche, welche bei † eine starke Aussackung besitzt, 1, 2, 3 die drei Schallblasen von Simia troglodytes, *mu* Submucöses Gewebe mit Muskeln, *M.ge* Musc. genioglossus, *Z* Zunge.

---

1) Der Ringknorpel kann vorne offen oder rings geschlossen sein; seine hintere (dorsale) Partie erhebt sich häufig zu einer hohen Platte, auf der die Aryknorpel artikuliren (Fig 253 *Cr*, Cr^1, *Ca*). Letztere wachsen oft an ihrem oberen Ende weit aus und schnüren sich wohl auch in eine Cartilago Santoriniana ab. Ein weiterer, discreter Knorpel (Cartilago Wrisbergiana) findet sich zuweilen in der Plica ary-epiglottica. Beide Knorpel bilden sich im submucösen Gewebe.

Die Lungen im engeren Sinne.

Dipnoër.

Während die Lungen von Ceratodus zu einem unpaaren weiten Sack, ohne Spur eines trennenden Septums, zusammenfliessen, gilt dies bei den übrigen Dipnoërn nur für den vordersten Abschnitt derselben; gleich dahinter bleiben sie von einander getrennt.

Nur an ihrer Ventralfläche vom Bauchfell überzogen, erstrecken sie sich durch die ganze Leibeshöhle und besitzen, ganz ähnlich, wie manche Schwimmblasen (Lepidosteus), eine zu Leisten und Netzen erhobene Mucosa.

Amphibien.

Die Lungen von Menobranchus und Proteus stehen auf niedrigerer Entwicklungsstufe, als diejenigen der Dipnoër, insofern ihre Innenfläche absolut glatt ist, also eine viel geringere Oberflächenvergrösserung erkennen lässt. Es handelt sich um zwei schlanke, in ihrem Mittelstück eingeschnürte, ungleich lange Säcke, welche sich bei Proteus viel weiter nach hinten erstrecken, als bei Menobranchus. Solche Längenunterschiede finden sich auch bei anderen Amphibien, wie bei Amphiuma, wo die beiden runden, cylindrischen Lungenschläuche — und dies gilt auch für Siren lacertina — dicht neben einander liegen und mit der Aorta enge verlöthet sind. Die Lungeninnenfläche ist hier zu einem, der Gefässvertheilung entsprechenden Netzwerk erhoben, welches übrigens bei Amphiuma und namentlich bei Menopoma eine ungleich feinere Maschenstructur zeigt, als bei Siren.

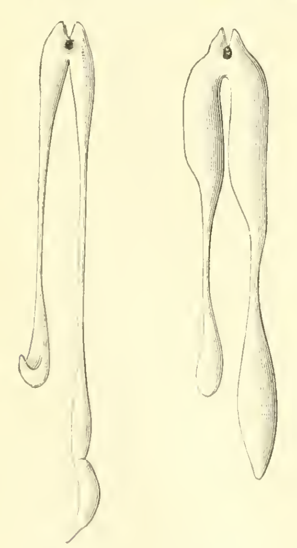


Fig. 254. Lungen von Proteus (*A*) und Menobranchus (*B*).
Vorne an dem schwarzen Punkt liegt der Eingang.

Bei Salamandrinen stellen die Lungen in der Regel gleichmässige, bis zum Ende des Magens reichende, cylindrische Schläuche dar mit einer mehr oder weniger glatten Innenfläche. Dieselbe Form besitzt auch die Gymnophionenlunge, allein nur die rechte kommt zu vollständiger Entwicklung und zeigt im Innern ein reiches Balkennetz; die linke ist nur einige Millimeter lang, ein Verhalten, das auch bei den Schlangen zu beobachten ist und das hier wie dort mit der lang gestreckten Leibesform zusammenhängt.

Ganz symmetrisch gestaltet sind die weiten, zu elliptischen Blasen ausgedehnten Lungen der Anuren. Ihre, z. Th. mit Flimmerepithel überzogene Innenfläche erhebt sich zu einem sehr reichen respiratorischen Balkennetz und in den Wänden finden sich zahlreiche glatte Muskelfasern.

Reptilien.

Hier, wie überall, richtet sich die Form der Lunge im Allgemeinen nach derjenigen des Körpers, ihre Architectur erreicht aber bei den höheren Typen, wie bei Cheloniern und Crocodiliern, eine viel feinere Ausbildung, als bei Amphibien. Diese findet ihren Ausdruck in einer ungemeinen Vergrösserung der Respirationsfläche, und dem entsprechend haben wir es hier, abgesehen von der noch ein sehr primitives Verhalten zeigenden, dünnwandigen Lacertilier-

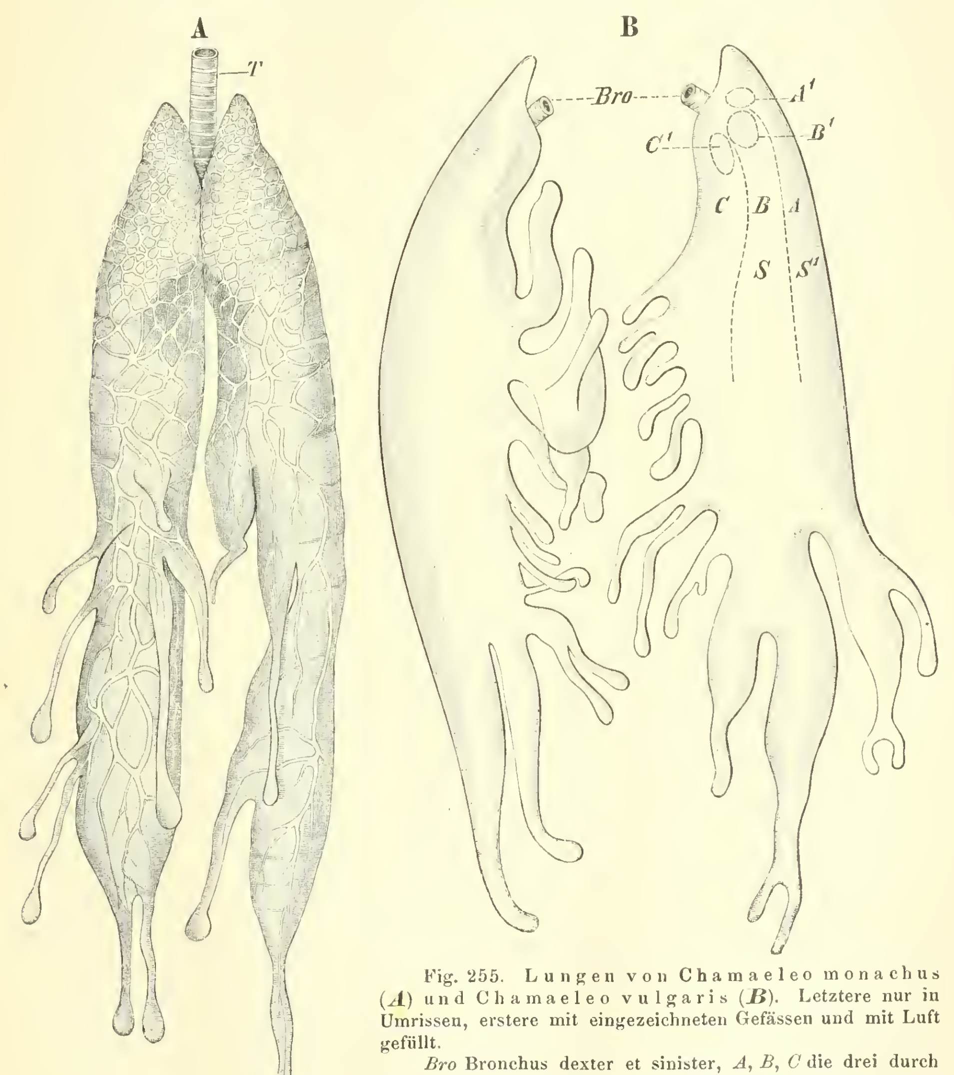


Fig. 255. Lungen von Chamaeleo monachus (*A*) und Chamaeleo vulgaris (*B*). Letztere nur in Umrissen, erstere mit eingezeichneten Gefässen und mit Luft gefüllt.

Bro Bronchus dexter et sinister, *A*, *B*, *C* die drei durch die zwei Scheidewände *S*, S^1 erzeugten, intrapulmonalen Räume, A^1, B^1, C^1 die Zugänge zu denselben am distalen Ende des Bronchus, *T* Trachea.

lunge, nicht mehr mit einem weiten, centralen Hohlraum zu thun, sondern finden das Organ von einem fein verästelten Bronchialsystem

durchwachsen, so dass ein röhriges und maschiges, badeschwammartiges Gefüge entsteht[1]). Der Schlüssel zum Verständnisse desselben ist in der Lunge der Chamaeleoniden zu suchen.

Ein sehr eigenthümliches Verhalten zeigt die Lunge von Chamaeleo. In ihrem vorderen Abschnitt ist sie durch einige Septa in drei Räume abgekammert, wovon sich jeder in den zuführenden Bronchus öffnet. Nach hinten zu wird das Lumen wieder einheitlich und zugleich stülpt sich der hintere sowie der grösste Theil des ventralen Lungenrandes in längere und kürzere, z. Th. bis zur Beckengegend reichende, dünnwandige Fortsätze aus, welche eine faden-, spindel-, keulen- oder auch lappenförmige Configuration besitzen. Dadurch erscheinen Verhältnisse angebahnt, welche wir in der Architektur der Vogellunge zur höchsten Entwicklung kommen sehen (Fig. 255). Während aber hier die Fortsätze der Lunge zur Pneumatisation des Skeletes in Beziehung stehen, dienen sie bei Chamaeleoniden zum Aufblähen des Körpers im Affect. Dieses Schreckmittel — denn um ein solches handelt es sich offenbar — wird noch unterstützt durch den oben erwähnten Kehlsack, mittelst dessen die Luft bei der Ausathmung unter starkem Zischen hervorgestossen werden kann (Wiedersheim).

Die oben erwähnten Scheidewände sind ganz regelmässig und beruhen auf den Gefässverhältnissen Die grossen Blutbahnen grundiren nämlich gewissermassen die Lungenarchitectur in ihren Hauptzügen vor, d. h. sie sind das bestimmende Moment für die Anlage des bei **Chamaeleoniden** zum erstenmal in die Erscheinung tretenden intrapulmonalen (bronchialen) Röhrensystems, welches in der aufsteigenden Thierreihe weiterhin eine so hohe Ausbildung erfährt. Das Primäre sind also die Blutbahnen, zu welchen dann, wie das durch das baumartig aussprossende Bronchus-Ende bewiesen wird, stützende Knorpelelemente erst secundär hinzutreten.

Lungen und Luftsäcke der Vögel.

In jeder Lunge unterscheidet man einen Hauptbronchus (primärer Bronchus), welcher von seinem Eintritt an nahe der ventralen Lungenoberfläche bis zur hintersten Grenze des ganzen Organs verläuft. In der Nähe seines Endes entspringt von ihm ein ebenfalls ventral verlaufender Seitenbronchus, welcher sich bis zum äusseren Lungenrand erstreckt. Ausserdem gehen von dem Anfangsstück des Hauptbronchus noch sechs weitere Seitenbronchi ab, welche gleichfalls die ventrale und z. Th. auch die mediale Lungenpartie in Beschlag nehmen. (Bronchi divergentes, s. ventrales superficiales).

Dorsalwärts von diesen Bronchi divergentes existirt noch eine grössere (wechselnde) Zahl von Bronchen, welche in einer doppelten Längsreihe an der Hinterseite des Hauptbronchus entspringen und sich namentlich in den dorsalen Lungenpartien verbreiten.

Sowohl aus den Bronchi divergentes, als auch aus den Bronchi dorsales entspringen zahlreiche Bronchien dritter Ordnung, die

1) Die Mitte hält die Ophidierlunge, insofern sich hier trotz des von der Peripherie einspringenden feinmaschigen Gewebes noch ein spaltförmiger, centraler Hohlraum erhält. Wie oben schon angedeutet, kommt dem langen schlanken Leib entsprechend, bei Schlangen und Amphisbänen in der Regel nur die rechte Lunge zu vollständiger Entwicklung, während die linke rudimentär erscheint oder ganz schwindet.

sogenannten Lungenpfeifen (Parabronchia, Huxley), welche schaarenweise parallel neben einander laufen und vielfach in offener, anastomotischer Verbindung mit einander stehen. Die Hauptmasse ihrer Wand bildet das eigentliche respiratorische Parenchym der Lunge und ist im Wesentlichen nichts anderes als ein dichtes regelmässiges, nach 3 Dimensionen ausgebreitetes Capillarnetz, zwischen dessen Balken ein ebenfalls netzförmiges Luftcanalsystem Platz findet (intercapillare Luftbahnen). Die Arterien- und Venenstämmchen verlaufen peripher zwischen den benachbarten Lungenpfeifen, doch hängen letztere mit ihrem Parenchym seitlich zusammen. Nach dem Lumen des Parabronchus hin stellen sich die Luftbahnen mehr und mehr radiär und bilden, indem sie gruppenweise sich vereinigen, trichterförmig sich erweiternde Gänge, welche in das axiale Lumen der Lungenpfeifen einmünden (H. Strasser).

Die sie trennenden Septen springen als Netzfalten (mit glatten Muskelfasern) ins Lumen des Parabronchus vor. Auch grössere Ringfalten können auftreten. Im Allgemeinen sind die Blut-Capillaren des Parenchyms fast nackt und ringsum von Luft umspült[1]).

Was nun die **Luftsäcke** der Vogellunge betrifft, so entstehen sie in früher embryonaler Zeit als zartwandige, hohle Aussackungen des Lungenbläschens, welche sehr rasch heranwachsen und die eigentliche Lunge an Volum bald weit übertreffen, so dass sie sämmtliche Eingeweide der Brust und des Bauches umgeben. Sie beschränken sich aber nicht allein auf die Leibeshöhle, bohren sich also nicht nur zwischen die Contenta derselben ein, sondern überschreiten dieselbe und kommen in den Bereich der Muskulatur, des Skeletes und der Haut zu liegen, kurz sie dringen in alle Lücken und Spalten ein, die sich ihnen erschliessen. Ja sie begnügen sich nicht einmal mit den interstitiellen Räumen, sondern dringen zuweilen zwischen die Fasern eines und desselben Muskels ein und machen ihn so pneumatisch. Dies gilt für die Knochen als Regel, wo die bald einzeln bald in Gruppen liegenden Oeffnungen stets an concaven Flächen, d. h. an mechanisch weniger beanspruchten Punkten der Corticalis liegen (Strasser).

Die Luftsäcke dringen erst in die Knochen [Humerus, Sternum, Coracoid, Becken, Wirbelsäule (theilweise), Rippen, Femur, seltener Schulterblatt und Furcula] [2]) hinein, wenn das Knochenmark den grössten Theil seiner Bedeutung für die Knochenbildung eingebüsst hat. Ein zweites System von Lufträumen entwickelt sich von der Nasenrachenhöhle (resp. ihren Seitenräumen: Tuba Eustachii, Paukenhöhle) aus in die Knochen des Schädels.

---

1) Es ist wahrscheinlich, dass in Folge der respiratorischen Formveränderungen der Lunge selbst die Luft aus dem Lungenparenchym in die Seitenbronchi oder den Hauptbronchus geschafft wird und umgekehrt, dass aber die Volumsveränderungen der Luftsäcke (namentlich der hinteren) die Durchlüftung der grösseren Seitengänge und des Hauptbronchus übernehmen.

Aus den geschilderten Verhältnissen der Structur, sowie aus der Art der Ventilation ergiebt sich, dass die zum Aufbau der Vogellunge verwendete Gewebsmasse, sowohl was die Blutgefässe, als was das Stützgewebe betrifft, im Verhältniss zur respirirenden Fläche relativ gering sein kann.

2) Bei vielen Vögeln erreicht die Pneumaticität des Skeletes und der Weichtheile einen noch viel höheren Grad. So können die Luftsäcke innerhalb und ausserhalb des Knochens bis zu den äussersten Phalangen der Hand, des Fusses, bis ans hintere und vordere Ende der Wirbelsäule, unter die Haut und zwischen die Federwurzeln vordringen.

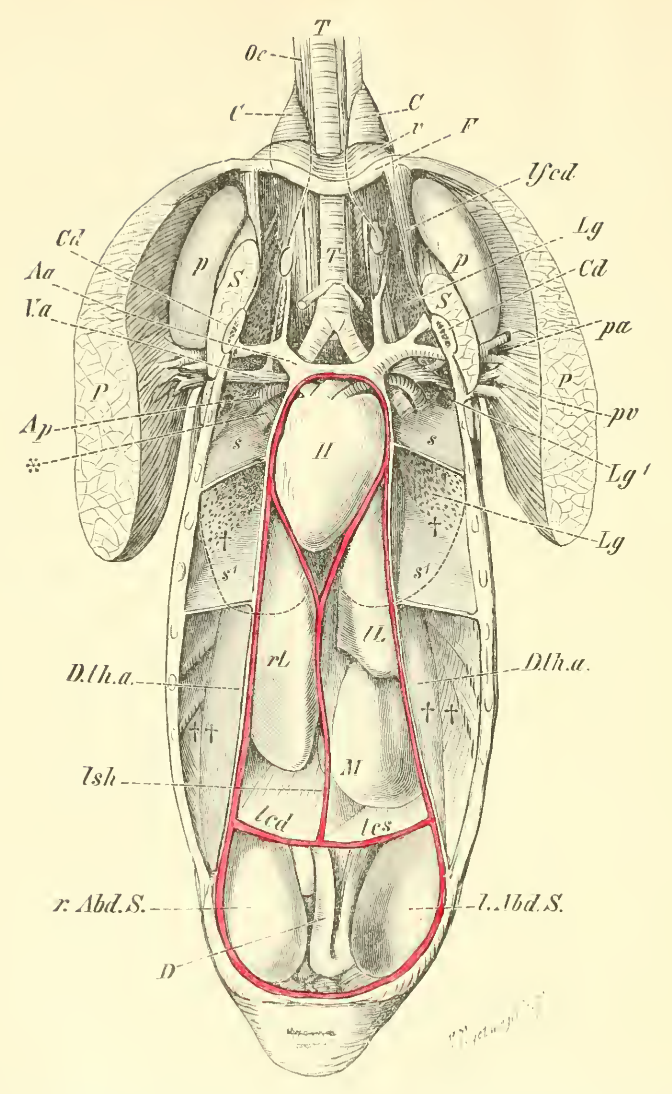


Fig. 256. Rumpfeingeweide und Luftsäcke einer Ente, nach Entfernung der ventralen Rumpfwand. Nach einer Originalzeichnung von H. STRASSER.

T Trachea, *Oe* Oesophagus, *H* Herz im Herzbeutel, *rL*, *lL* Rechter und linker Leberlappen, *lsh* Ligamentum suspensorium hepatis, *lcd*, *lcs* Ligamentum coronarium hepatis dextrum und sinistrum, *D* Darm, *P* Grosser Brustmuskel, *pa* Arterie —, *pv* Vene desselben, *S* Musculus subclavius, *Cd* Coracoid, *F* Furcula, *lfcd* Ligamentum coraco-furcularis, *Lg*, *Lg*[1] Lunge, *r.Abd.S*, *l.Abd.S.* Rechter und linker Abdominalsack, *D.th.a* das fibröse Diaphragma thoracico-abdominale, † † hinterer diaphragmatischer Luftsack, † vorderer diaphragmatischer Luftraum, s^1, s^1 Scheidewand zwischen denselben, *s*, *s* Scheidewand zwischen den vorderen diaphragmat. Luftsäcken und dem im vordersten Theil des Thorax gelegenen, unpaaren Supracoracoidalsack, *V* Vorderes Wandstück des letzteren, *p* Pectoraltasche zwischen Coracoid, Scapula und den vordersten Rippen mit dem Supracoracoidal-Raum communicirend, *C*, *C* Cervicalsack, * Eintritt des Trachealastes in die Lunge, *Ap* Arteria pulmonalis, *Aa*, *V.a* Arteria und Vena anonyma mit ihren Aesten.

Roth: Schnittlinien des Pericardes und Peritoneums.

Alle jene Hohlräume der ersten Abtheilung stehen also mit ganz bestimmten Stellen (vergl. hierüber mein Lehrbuch) des Bronchialsystems zeitlebens in offener Verbindung, d. h. sie sind von der Lunge aus durch Luft füllbar. Die Luftsackmembran selbst besteht aus einer spärlichen, schwach vascularisirten Bindegewebschicht, mit einer inneren Auskleidung von Plattenepithelien.

Was nun die Bedeutung der Luftsäcke für die Respiration betrifft, so kann sie, was die zuerst entstandenen, in der Nachbarschaft der Lunge gelegenen und allen Vögeln zukommenden Rumpfluftsäcke anbelangt, keinem Zweifel unterliegen. Ja, letztere sind geradezu als integrirende Bestandtheile des Athmungsapparates aufzufassen. Die hohe Bedeutung jener Luftsäcke liegt vor allem darin, dass durch ihre Volumsveränderung, wenn auch nicht die ganze Ventilation (Sappey, Campana) der Lunge, so doch diejenigen der grösseren Bronchien besorgt wird. Die Folge davon ist, dass das eigentliche Lungenparenchym nur geringe Verschiebungen zu erfahren hat und so die denkbar günstigste Organisation besitzt (Arbeitstheilung). Die Ausweitung des Rumpfes und der Rumpfluftsäcke musste also bis zu einer gewissen Grenze mit einer Verbesserung des Respirationsapparates gleichbedeutend sein. Möglicherweise war auch der Vortheil, den sie für das Schwimmen auf dem Wasser mit sich brachte, von einiger Wichtigkeit.

Eine noch weiter nach der Peripherie, d. h. über den Rumpf hinaus fortschreitende Luftsackausdehnung stand zur Respiration sicherlich in keiner Beziehung mehr, denn es war kaum nöthig oder ökonomisch, oder auch nur möglich, auf solche Weise das Ventilationsvermögen des Respirations-Apparates weiter zu verbessern; ein erheblicher, respiratorischer Gasaustausch aber könnte auch bei reichlicher Vascularisation der Luftsackmembran in die schlecht ventilirten Aussenräume kaum je stattfinden. Wohl aber lässt sich eine solche Ausbreitung der Pneumaticität, ja vielleicht auch die letzte Ausweitung der Rumpfhöhlen, mit der Ausbildung der Flugorgane in Zusammenhang bringen. Eine Ausweitung der vorderen Brustgegend, d. h. des vom Schultergürtel umspannten Raumes, war jedenfalls eine günstige Vorbedingung und Begleiterscheinung für die Weiterentwicklung der vorderen Extremität, ihrer Hautfalten und ihrer Muskeln. Es war dadurch die Möglichkeit für ein Auseinanderrücken der Theile, für eine stärkere Entfaltung des Skelets und für die Gewinnung grösserer Ursprungsflächen der Musculatur gegeben, ohne dass damit eine erhebliche Gewichtszunahme dieser Theile selbst, sowie des ganzen Rumpfes Hand in Hand zu gehen brauchte. Kurz der Vortheil für das Fluggeschäft durch stetig fortschreitende Vergrösserung der Flugflächen und durch Gewinnung neuer Kraftmittel liegt auf der Hand (Strasser).

Der Nutzen der Pneumatisation des Vogelkörpers beruht also nicht einfach auf der Verminderung des absoluten Gewichtes des Thieres durch die Knochenpneumaticität (Ersatz von Knochenmark etc. durch Luft, Ersparniss an Knochensubstanz durch zweckmässigeren Verlauf der Zug- und Druckbalken). Auch die Lufträume zwischen den Muskeln und im Innern des Rumpfes sind für den Flug von Bedeutung [1]).

---

1) Es ist von Interesse, dass die Knochen der neuseeländischen Moa's ungleich solider, d. h. weniger lufthohl waren, als die der heutigen Ratiten.
Die Knochen von Archaeopteryx waren solid.

Der früher allgemein angenommene Satz, dass die Pneumaticität der Knochen durch Erleichterung des ganzen Skeletes zur Erleichterung des Fluges diene, lässt sich nicht mehr in dieser Form aufrecht erhalten, seitdem man weiss, dass ausgezeichnete Flieger, wie die Sterna, keine, oder, wie die Möven, fast gar keine lufthohlen Knochen haben, während die nicht fliegenden Ratiten in ausgiebigster Weise damit ausgerüstet sind. Somit ist die Knochenpneumaticität (man denke auch an die Chiropteren) überhaupt keine unter allen Umständen wesentliche Bedingung des Flugvermögens, wenn damit auch nicht geleugnet werden soll, dass sie — und ich habe dabei namentlich die grösseren Flieger im Auge — von Vortheil dafür werden kann. Dabei wird es sich in erster Linie um eine Verminderung der Eigenschwere des Flügels handeln, und ebenso muss natürlich jede Verminderung des Gesammtgewichtes die Flugarbeit vermindern (Strasser).

Etwas Eigenartiges, nur fliegenden Thieren oder nur der Classe der Vögel Zukommendes, liegt in der Einrichtung der Knochenpneumaticität überhaupt nicht. So haben die Untersuchungen Marsh's über die z. gr. Th. gigantischen Dinosaurier Amerikas gezeigt, dass auch unter ihnen lufthohle Knochen allgemein verbreitet waren. Auch die Sinus frontales, sphenoidales etc. der Säugethiere gehören hierher. Hier wie dort handelt es sich offenbar in erster Linie um eine Ersparniss an Material (Strasser).

Ich habe auf jene lufthohlen Räume bei Besprechung des Schädelskelets und des Geruchsorgans schon früher aufmerksam gemacht und will hier nur noch erwähnen, dass jene Hohlräume besonders stark bei Marsupialiern entwickelt sind; so z. B. in allen jenen Schädelknochen, welche, wie bei Vögeln und Crocodiliern, mit der Paukenhöhle communiciren. Dahin gehört das Alisphenoid, das Squamosum und das Mastoideum. Auch das Os occipitale ist zum grössten Theil pneumatisch.

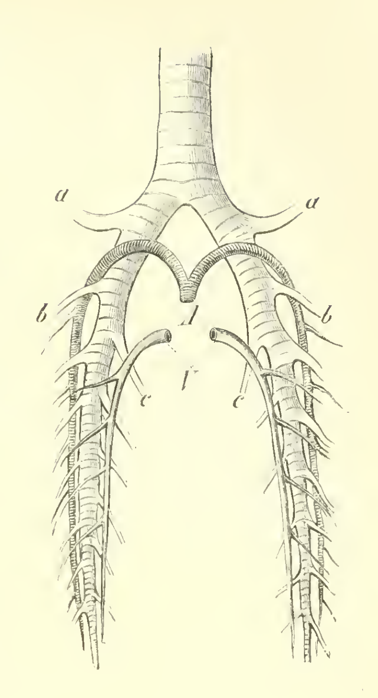
Zu ganz excessiver Entfaltung gedeihen die lufthohlen Räume bei Anthropoiden. Die Sinus frontales sind stark entwickelt und ausser den, auch dem Menschen zukommenden Sinus maxillares und sphenoidales finden sich auch noch Lufträume in den Processus pterygoidei und in den Alae magnae des Keilbeines. Eine im Jochbein liegende Höhle communicirt mit der Highmorshöhle.

Im Gegensatz zu diesem spongiösen Knochencharakter besitzen die Sirenen unter allen Mammalia die compacteste Knochensubstanz.

Säuger.

Anknüpfend an die bei der Chamaeleoniden-Lunge erwähnten fundamentalen Beziehungen des Gefäss-Systems zur Architectur der Lunge, will ich gleich hier auf die wichtigen Lageverhältnisse der Arteria und Vena pulmonalis zum **Stammbronchus** der Säugethiere aufmerksam machen. Unter letzterem versteht man die directe Fortsetzung der Trachea, und während derselbe die gesammte Lunge bis zu ihrem Hinterende durchsetzt, entspringt aus ihm ein doppeltes System von **Seitenbronchen**. Das eine davon besteht nur aus einer einzigen Längsreihe von Seitenbronchen und liegt kopfwärts von der den oberen Abschnitt des Stammbronchus kreuzenden Arteria pulmonalis (**Eparterielles System**). Das unterhalb jenes Gefässes (becken-

wärts) liegende **hyparterielle System** ist zweireihig und zwischen den beiderseitigen Wurzeln zieht die Arteria pulmonalis herab, während die gleichnamige Vene an der Ventralseite des Stammbronchus verläuft (Fig. 257).



Um ähnliche Verhältnisse handelt es sich auch schon in der Chelonier-, Crocodilier- und Vogellunge, doch hält hier, so namentlich bei den genannten Reptilien, das eparterielle Bronchial-System in seiner Ausbildung dem hyparteriellen noch die Wage. Bei Vögeln schlägt letzteres schon vor und dieses Verhalten ist bei Säugern noch weiter gediehen.

Eine genauere Untersuchung der Sauropsidenlunge mit Rücksicht auf diese Punkte ist sehr nothwendig.

Fig. 257. Schematische Darstellung des Bronchialbaumes der Säugethiere. *a*, *a* beiderseitiger, bronchialer, eparterieller Bronchus, *b* Reihe der hyparteriellen Ventral-, *c* der hyparteriellen Dorsalbronchien, *A* und *V* Arteria und Vena pulmonalis.

Im günstigsten Fall kommt bei Säugern jederseits nur noch ein einziger eparterieller Bronchus zur Entwicklung, viel häufiger tritt derselbe nur auf einer und zwar dann stets auf der rechten Seite auf.

Dazu kommt, dass dieser eparterielle Bronchus, mag er nun auf der einen oder auf beiden Seiten entwickelt sein, seine Stellung am Stammbronchus mit einer solchen an der Trachea vertauschen kann (trachealer eparterieller Bronchus).

Eine weitere Möglichkeit ist die, dass das eparterielle Bronchialsystem, das seine Sonderstellung durch die ganze Säugethierreihe hindurch aufs Klarste documentirt, links wie rechts gänzlich geschwunden sein kann. Damit geht das letzte Ueberbleibsel einer untergegangenen Generation zu Grabe und das Verschwinden des eparteriellen Bronchialsystems ist der Schlussakt eines Vorganges, der, wie oben erwähnt, schon bei den Vögeln eingeleitet wurde. Diesen Erfahrungen gegenüber, welche mit strenger Nothwendigkeit auf genetische Beziehungen zwischen den einzelnen Lungenformen hinweisen, kann es keinen Augenblick zweifelhaft erscheinen, dass das beiderseitige Auftreten eparterieller Bronchialzweige bei Säugern den ursprünglichen, das einseitige Vorkommen oder Fehlen derselben den erst secundär erworbenen Typus darstellt.

Worin der Grund der allmählichen Aufgabe des eparteriellen Bronchialsystems gelegen ist, lässt sich nicht bestimmen. Der Anstoss dazu ging wohl kaum von der Lunge selbst aus, sondern war das Resultat einer Summe von äusseren Einflüssen, die vielleicht in gewissen Umbildungsprocessen (Verkürzung) des Thorax oder in einer Aenderung des Athmungsmechanismus zu suchen sind. Jedenfalls steht so viel fest,

dass jener Rückbildungsprocess schon bei den niedersten Formen der heutigen Mammalia in vollem Gange ist, dass er also bereits bei den Vorfahren derselben eingeleitet worden sein muss. Ein klarer Einblick in diese Verhältnisse setzt also einen solchen in die Phylogenie der Säugethierlunge im Grossen und Ganzen voraus, und ob ein solcher sich je eröffnen wird, muss die Zukunft lehren.

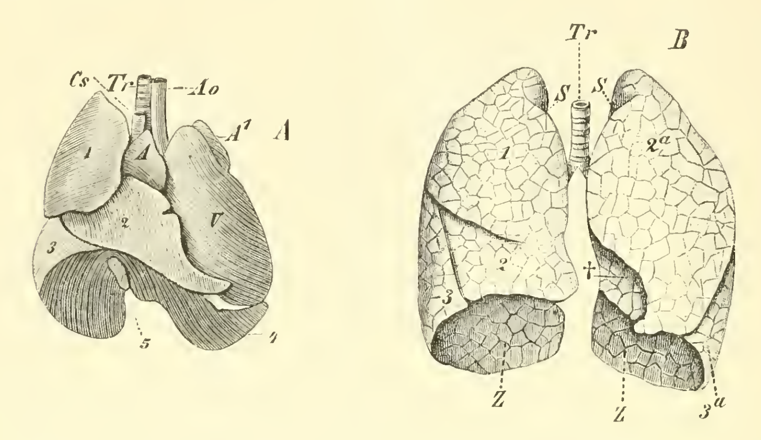


Fig. 258. *A* Rechte Lunge des Maulwurfs, welche die gänzlich ungelappte linke an Volumen 3—4 mal übertrifft. *B* Beide Lungen des Menschen von der Ventralseite gesehen.

1, 2, 3, 4, 5 die verschiedenen Lungenlappen, 2^a und 3^a der sogenannte obere und untere Lappen der linken Lunge des Menschen. *Z*, *Z* Zwerchfellfläche (Basis) der Lunge; in der Figur *A* entsprechen die Zahlen 4 und 5 dieser Fläche, † Incisura cordis, *S*, *S* Sulcus für die Arteria subclavia, *Tr* Trachea, *V* Herzventrikel, *A*, A^1 die beiden Atrien, *Ao* Aorta, *Cs* Cava superior.

Aus der, bei weitaus der grössten Zahl der Säugethiere existirenden Asymmetrie des rechten und linken Bronchialsystems ergeben sich folgende Consequenzen.

Da der obere Lappen der rechten Lunge dem eparteriellen, der obere Lappen linkerseits aber dem ersten hyparteriellen Bronchus angehört, so können die oberen Lappen der beiden Lungen nicht homolog sein, sondern der mittlere Lungenlappen rechterseits wiederholt vielmehr den oberen Lappen der linken Seite. Die rechte Lunge besitzt also in diesem Fall ein Element mehr, als die linke.

Aus dem Gesagten erhellt, dass es sich in der Säugethierlunge um **Lappen (Lobi pulmonis)** handelt, und ich will nur noch betonen, dass die stets am oberen Lungenende beginnende Lappenbildung in dem morphologischen Aufbau des Organs der Bronchialverzweigung gegenüber stets in den Hintergrund tritt und dass dabei nie mehr als ein einziger Seitenbronchus in Mitleidenschaft gezogen wird. Daraus folgt weiter, dass das, was man seither im Sinne der menschlichen Anatomie mit dem Namen des unteren Lungenlappens bezeichnet hat, gar nicht den Namen eines wirklichen Lungenlappens verdient, denn jener repräsentirt ja, den Stammbronchus einschliessend, den eigentlichen Lungenstamm.

Diese wesentlich auf vergleichend-anatomischer Grundlage gewonnene Einsicht in den lappigen Bau der Säugethierlunge findet auch durch die Ontogenese ihre Bestätigung. So erkennt man schon bei vierwöchentlichen menschlichen Embryonen die Prävalenz der rechten Lunge mit ihren drei knospenartigen Ausbuchtungen, während die linke Lunge von Anfang an deren nur zwei besitzt (W. His).

Auf die ungemeine Vielgestaltigkeit, sowie auf die wechselnde Zahl der Lungenlappen kann hier nicht näher eingegangen werden, und ich will nur bezüglich des feineren Baues des Lungenparenchyms der Säugethiere noch Folgendes bemerken.

Die Bronchen werden gegen ihre Endausstrahlung hin immer feiner und feiner, besitzen in ihren Wandungen immer spärlichere Knorpelelemente, bis diese bei den Endbronchiolen endlich ganz schwinden. Letztere münden in trichterartige Endbläschen, die sogenannten Infundibula, und da deren Wandung an zahlreichen Stellen zu Alveolen vorgebaucht ist, so wird dadurch eine bedeutende Oberflächenvergrösserung erreicht. Diese aber kommt wiederum dem die Infundibula umspinnenden dichten Capillarnetz und dadurch dem Gasaustausch, welcher sich in den Infundibula und Alveolen vollzieht, zu gute.

Wie die Respirationsfläche der Säugethierlunge durch die Existenz jener Endbläschen ins Ungeheure sich vergrössert, mag daraus zu ersehen sein, dass die 3—400 Millionen Infundibula beim Menschen eine Athmungs-Fläche von 129,84 □ Meter oder 1298,4 □ Fuss repräsentiren.

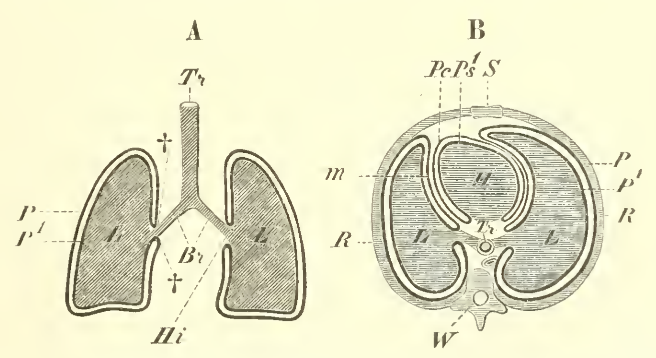


Fig. 259. Schematische Darstellung des Pleural- und Pericardial-Raumes bei Säugethieren mit Zugrundelegung der menschlichen Verhältnisse.

A Frontalschnitt, *B* Querschnitt.

Tr Trachea, *Br* Bronchien, *L L* Lungen, *H* Herz, *W* Wirbelsäule, *P* parietales, *P*[1] viscerales Blatt der Pleura, † † Umschlagsstelle beider am Hilus pulmonis (*Hi*), *m* mediastinales Pleurablatt, *Pc*, *Pc*[1] parietales und viscerales Blatt des Herzbeutels, *R* Rippen (Brustwand), *S* Sternum.

Schon bei der Besprechung des Bauchfells habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass auch das Cavum thoracis von einer serösen Haut, der sogenannten Pleura, ausgekleidet sei. An dieser lässt sich nun, wie wir dies auch von Seiten des Bauchfells den Abdominalorganen gegenüber constatiren konnten, ein parietales und ein viscerales Blatt unterscheiden (Fig. 259 *P*, *P*[1]. Letzteres wird als Pleura pul-

monalis, ersteres als Pleura costalis bezeichnet, und jenes umhüllt nicht nur die Lungen, sondern auch den Herzbeutel, das Pericardium (Fig. 259 *Pc*, *Pc*[1]). Die an der medialen Lungenfläche sich hinziehende Partie der Pleura wird auch Mittelfell (Mediastinum) genannt.

Da sich nun zwischen den beiden Blättern eine lymphartige Flüssigkeit befindet, so kann sich die Bewegung der betreffenden Organe leicht und ungehindert vollziehen.

Pori abdominales.

Es handelt sich bei den Wirbelthieren um drei Communications-Möglichkeiten des Pleuroperitonealraumes oder Coeloms mit der Aussenwelt. Zwei davon, nämlich die Nephrostomen und Ostia tubarum abdominalia, sollen später betrachtet und hier nur die dritte, welche durch die sogenannten **Peritonealcanäle** oder **Pori abdominales** dargestellt wird, einer näheren Betrachtung unterzogen werden.

Was zunächst die **Cyclostomen** betrifft, so erscheint es noch nicht sicher ausgemacht, ob jene unpaare, hinter dem After liegende Oeffnung, die man bisher als Porus abdominalis zu bezeichnen gewohnt war, wirklich einem solchen entspricht (Fig. 260).

Von den **Selachiern** an treten die Abdominalcanäle in der Regel paarig auf, und zwar liegen sie hier (Fig. 260 **B** *Pa*) hinter den sogenannten Analtaschen (*AT*) unter je einer kleinen Hautpapille (*Pp*). Sie kommen nicht allen Selachiern zu; so fehlen sie z. B. den Notidaniden, Cestracioniden und Rhiniden vollständig, den Scylliiden theilweise. Arten eines und desselben Genus können sich hierin entgegengesetzt verhalten, ja sogar bei Thieren einer und derselben Art können sie bald vorkommen, bald fehlen; möglich, dass sie bei einigen nur während der Fortpflanzung auftreten (Turner).

Bei **Ganoiden**, unter welchen sie bei Sturionen, wie vor Allem bei Spatularia sehr weit sind, liegen sie stets vor der Urogenitalöffnung und hinter dem After, rechts und links auf den die Afteröffnung begrenzenden Hautsäumen (Fig. 260 **D** *Pa*). Bei Acipenser erscheinen alle drei resp. vier Oeffnungen viel näher zusammengerückt als bei Spatularia. Bei Amia vermag ich keine Abdominalcanäle zu entdecken.

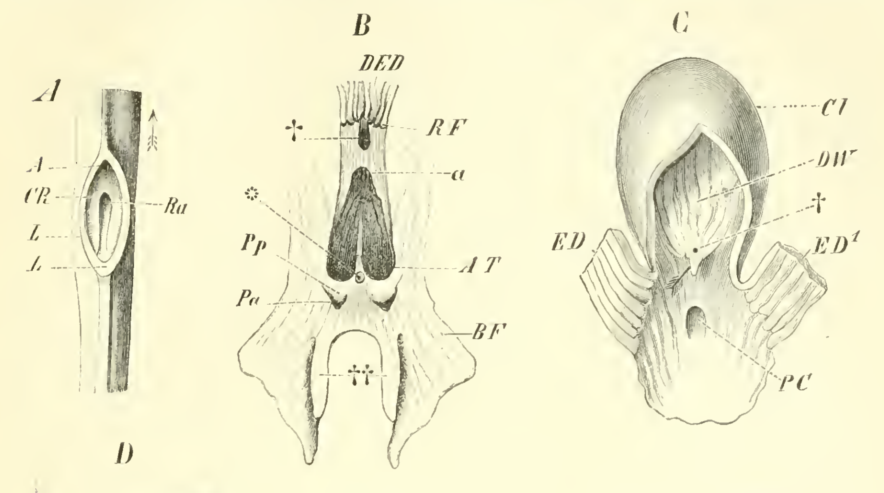
Aehnlich wie die Ganoiden, verhalten sich die **Holocephalen** und **Teleostier**; unter den letzteren sollen sie übrigens nur den Salmoniden, Muraenoiden und Mormyriden zukommen.

Bei den Salmoniden liegen die Pori abdominales rechts und links neben der Analöffnung, doch kommen sie nicht allen Genera in gleicher Regelmässigkeit zu. Oft sind sie nur auf einer Seite vorhanden oder fehlen sie, in Folge eines secundär erfolgten Verschlusses, gänzlich. Sicher ist, dass sie beiden Geschlechtern zukommen, aber bei keinem sollen sie mit der Ausfuhr der Geschlechtsproducte etwas zu schaffen haben (?) (M. Weber).

Bei **Ceratodus** finden sich die Pori abdominales, wie bei Selachiern, hinter dem After und der Urogenitalöffnung; bei Protopterus (Fig. 260 C) liegt ein meist unpaarer Canal[1]) ein wenig vor dem After, und zwar öffnet sich derselbe, je nachdem der After rechts oder links von der Mittel-

1) Die Pori abdominales können auch ganz fehlen (vergl. oben die Selachier).

linie liegt, rechts oder links nach aussen. Man geräth durch denselben in einen unpaaren, von derben, fast spröden Wänden begrenzten Hohlraum,



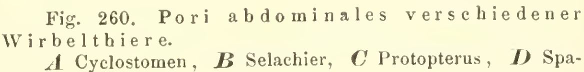


Fig. 260. Pori abdominales verschiedener Wirbelthiere.

A Cyclostomen, *B* Selachier, *C* Protopterus, *D* Spatularia.

A Analöffnung, *Pa*, *Ra*, *PC* Pori abdominales, *Pp* Papille, *AT* Analtaschen, *UG* und *a* Urogenitalöffnung, *L*, *L* lippenförmiger Saum der Cloakenöffnung, *CR* Cloakenraum, *DED* Längsfalten des Enddarmes, welche bei *RF* scharfrandig aufhören, * Einmündungsstelle der fingerförmigen Drüse, *BF* Bauchflosse, †† Pterygopodien. Der Pfeil in *A* bezeichnet die Richtung gegen den Kopf und kann auf alle Figuren angewendet werden. In Fig. *C* bezeichnet *Cl* den Cloakenblindsack, dessen dorsale Wand bei *DW* sichtbar ist. Bei † unpaare Mündung der Geschlechtscanäle, *ED*, *ED*¹ aufgeschnittener Enddarm. Der Pfeil deutet die Ausmündung der Ureteren an.

welcher dorsalwärts von der Cloake gelegen ist. Dieser erstreckt sich kopfwärts etwa bis zum Niveau der Ausmündungen des Urogenitalsystems, wo er kuppelförmig abschliesst. In dieses sein kuppelförmiges Ende öffnen sich die eigentlichen äusserst feinen Pori abdominales.

Bei sämmtlichen **Amphibien** [1]) werden die Pori abdominales gänzlich vermisst, dagegen treten sie wieder bei **Reptilien** auf, nämlich bei Cheloniern und Crocodiliern. (Lacertilier und Ophidier besitzen Analtaschen). Sie liegen bei Cheloniern unmittelbar unterhalb der Schleimhaut des Penis und der Clitoris, oberhalb und neben dem äusseren Rand der Schwellkörper. Im Niveau der Eichel angekommen, dringen sie in deren spongiöse Substanz ein (?), verengen sich schnell und enden blind zugespitzt (C. K. Hoffmann).

Das Vorkommen der Abdominalporen bei so weit auseinanderliegenden Thiergeschlechtern ist ein Beweis für ihr hohes Alter und ihre

---

1) Möglicherweise treten sie bei Ichthyoden in gewissen Embryonalstadien vorübergehend noch auf, doch ist dies nur eine Vermuthung.

phyletische Bedeutung. In physiologischer Beziehung ist nichts Sicheres darüber bekannt. Vielleicht handelt es sich um ein Ueberbleibsel von Segementalgängen. Die Pori abdominales der Elasmobranchii, Holocephali, Ganoidei, Dipnoi und Mormyridae können als homologe Bildungen betrachtet werden. Eine besondere Stellung nehmen die Abdominalporen der Cyclostomen und der Muraenidae ein; sie lassen sich mit dem Porus genitalis der Teleostier vergleichen (M. Weber).

Litteratur.

Ch. Aeby. *Der Bronchialbaum der Säugethiere und des Menschen. Leipzig* 1880.

J. F. van Bemmelen. *Ueber vermuthliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. Mitth. d. Zool. Station zu Neapel. VI. Bd.* 1885. (*Vergl. auch die im Literaturverzeichniss über den Tractus intestinalis angeführte Arbeit dieses Autors.*)

A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel. VII. Bd.* 1886.

E. Dubois. *Zur Morphologie des Larynx. Anat. Anz. Jahrg. I.* 1886.

J. G. Fischer. *Anatom. Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg* 1864.

M. Fürbringer. *Beitr. zur Kenntniss der Kehlkopfmusculatur. Jena* 1875. (*Enthält zugleich ein umfassendes Literaturverzeichniss des Kehlkopfes im Allgemeinen.*)

J. Henle. *Vergl.-anatom. Beschreibung des Kehlkopfes. Leipzig* 1839.

W. His. *Zur Bildungsgeschichte der Lungen beim menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. und Physiol. Jahrg.* 1887.

A. Kölliker. *Zur Kenntniss des Baues der Lungen des Menschen. Verhandl. der med. Gesellsch. z. Würzburg. N. F. Bd. XVI.* (*Vergl. auch die Hand- und Lehrbücher der Anatomie des Menschen von Aeby, Henle, Krause etc. etc.*)

H. Rathke. *Zur Anatomie der Fische. Arch. f. Anat. und Physiol.* 1838.

M. Sagemehl. *Beitr. z. vergl. Anat. d. Fische. Morph. Jahrb. Bd. X.* 1885.

H. Strasser. *Die Luftsäcke der Vögel. Morph. Jahrb. Bd. III.* 1877.

R. Wiedersheim. *Das Respirationssystem der Chamäleoniden. Bericht der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i/B. Bd. I.* 1886.

Coelom und Pori abdominales.

H. Ayers. *Untersuchungen über die Pori abdominales. Morph. Jahrb. Bd. X.* 1885.

F. E. Beddard. *Note on the systematic position of Monitor. Anat. Anz. III. Jahrg.* 1888

Bridge. *Pori abdominales of Vertebrata. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XIV.*

C Gegenbaur. *Bemerkungen über die Pori abdominales. Morph. Jahrb. Bd X.* 1885.

F. Lataste et **R. Blanchard.** *Le péritoine du Python ect. Extr. d. bull. de la Soc. zool. de France pour* 1879.

Turner. *On the Pori abdominales in some Sharks. Journ. of Anat. and Physiol. Vol XIV.*

M. Weber. *Die Abdominalporen der Salmoniden nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. XII.* 1887.

H. Organe des Kreislaufs.
(Gefässsystem.)

Die Organe des Kreislaufs zerfallen in ein Centralorgan, das **Herz**, in periphere Organe, die **Gefässe**, und in eine ernährende, aus Plasma und Formtheilchen (**Zellen**) bestehende Flüssigkeit, das **Blut** und die **Lymphe**. Von letzterer, welche theils an geschlossene Canäle gebunden ist, theils die verschiedensten Spalten, Lücken und Hohlräume des Körpers erfüllt und alle Gewebe durchtränkt, wird später die Rede sein und wir haben es somit fürs erste nur mit dem **Blutgefässsystem** im engeren Sinne zu thun. Hier handelt es sich stets um allseitig geschlossene Röhren (Gefässe), die, je nachdem sie sauerstoff- oder kohlensäurereiches Blut führen, als **Arterien** und **Venen** bezeichnet werden. Dies ist übrigens keine durchschlagende Regel, insofern man, das

chemische Verhalten des betreffenden Blutstromes ganz bei Seite setzend, sämmtliche, ihr Blut in das Herz ergiessende Gefässe Venen, die aus dem Herz entspringenden aber Arterien nennt.

Unter **Capillaren** oder Haargefässen versteht man die letzten feinsten Ausbreitungen der Gefässe, wovon die kleinsten für die einzelnen Blutzellen eben noch durchgängig sind.

Das von dem **Herzbeutel** (Pericardium) umschlossene Herz fungirt, wie oben schon angedeutet, als Centralorgan für die Blutbewegung und fällt unter den Gesichtspunkt einer Saug- und Druckpumpe. Es entsteht, wie das gesammte Gefässsystem, aus einer im Bereich des Mesoderms, d. h. der Splanchnopleura, sich anlegenden Hohlraum- oder Spaltbildung an der ventralen Seite des Schlundes, dicht hinter der Gegend der Kiemenspalten [1]). Indem es sich also aus demselben Blastem bildet wie die Darmwand, differenzirt sich seine Wand in drei Schichten, in die äussere peritoneale, in die mittlere musculöse und die innere epitheliale. So stimmt es mit dem Bau der grösseren Gefässe, an deren Wänden man auch drei Schichten unterscheidet [2]), im Wesentlichen überein und stellt auch entwicklungsgeschichtlich, im Grunde genommen, wirklich nichts anderes dar als eine starke Blut- oder Gefässröhre, die anfangs mehr oder weniger in der Längsaxe des Körpers liegt, später aber durch mannigfache Krümmungen und Ausbuchtungen grosse Complicationen in ihrem Verhalten erfährt. Letztere bestehen darin, dass der gekrümmte Herzschlauch in zwei Abtheilungen zerfällt, die man als **Vorhof (Atrium)** und **Hof (Ventrikel)** bezeichnet. Zwischen beiden entstehen klappenartige Vorrichtungen, welche dem durchströmenden und unter die Muskelpresse der Herzwände kommenden Blutstrom die Fortbewegung nur in einer bestimmten, vom Atrium nach dem Ventrikel gehenden Richtung erlauben und jegliche Rückstauung verhindern. Sie sind aus einem Differenzirungsprocess der später zu besprechenden, in die Herzhöhlen vorspringenden Fleischbälkchen des Herzmuskels hervorgegangen zu denken. Aus dem Gesagten erhellt, dass das Atrium die für den Eintritt des Blutes bestimmte venöse, der Ventrikel die auf den Austritt des Blutes berechnete arterielle Herzabtheilung darstellt; und wenn ich hinzufüge, dass das venöse Ende noch in einen sogen. **Sinus venosus** und das arterielle noch in einen, mit mehr oder weniger zahlreichen Klappen ausgerüsteten **Truncus arteriosus** [3]) sich differenzirt, so habe ich damit eine Schilderung des Herzens gegeben, wie es zeitlebens bei **Fischen** persistirt und wie es in ganz ähnlicher Weise in der Ontogenese aller Wirbelthiere wenigstens vorübergehend zur Beobachtung kommt.

Mit der Herausbildung der Lungenathmung treten an dem anfangs so einfach gestalteten Herzen tief eingreifende Veränderungen

---

1) Der Herzbeutel bildet sich zum grössten Theil aus dem vorderen Abschnitt der Leibeshöhle („Parietal- oder Halshöhle"). (Vergl. die Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte). Die ersten grossen Gefässbahnen, beziehungsweise ihre Vorläufer, die betreffenden Endothelröhren entstehen im Kopf und Rumpf der Selachierembryonen aus dem Entoblast der Darmwandung und dem den Darm umhüllenden Mesoblast. Es handelt sich also um einen zweifachen Ursprung (J. RÜCKERT).

2) Die Wand der kleinsten Blutbahnen, der Capillaren, besteht einzig und allein aus Zellen und diese entsprechen der innersten, epithelialen Schicht (Intima) der grösseren Blutbahnen.

3) Der proximale, aufgetriebene Abschnitt des Truncus wird Conus, der distale schlankere Bulbus arteriosus genannt.

auf, die aber schliesslich alle darauf hinauslaufen, dass zu den ursprünglichen zwei Abtheilungen zwei weitere Abschnitte, nämlich noch ein Atrium und noch ein Ventrikel, hinzutreten, kurz dass es zur Viertheilung des Herzens kommt. In Folge davon kann man nun eine **rechte (venöse)** und eine **linke (arterielle) Herzhälfte** unterscheiden, und es ist die Möglichkeit gegeben, dass das durch neu entstandene Gefässe (**Art. pulmonalis**) aus dem rechten Ventrikel in die Lungen geworfene venöse Blut, nachdem es hier oxydirt worden ist, durch besondere Bahnen (**Venae pulmonales**) wieder zum Herzen, und zwar zur linken Hälfte desselben, zurückkehren kann, um dann erst von hier aus durch die **Aorta** in den Körperkreislauf zu gelangen.

Wie sich diese immer complicirteren Verhältnisse in der aufsteigenden Thierreihe allmählich anbahnen, kann erst später näher erörtert werden, nachdem wir uns zuvor einen kurzen Einblick in den embryonalen Kreislauf verschafft haben werden. Denn wenn irgendwo der Satz gilt, dass wir das Gewordene erst durch das Werden klar zu erfassen im Stande sind, so ist dies hier der Fall.

Der fötale Kreislauf.

In früher Embryonalzeit verlängert sich der Bulbus arteriosus kopfwärts zu einem langen, unpaaren Stamm (**Truncus arteriosus**), der rechts und links in symmetrischer Reihenfolge eine grössere Zahl von Querästen (Fig. 261 *Ab)* abgibt, welche je zwischen zwei Kiemenlöchern *(KL)* verlaufen und sich jenseits derselben, nachdem sie zuvor Aeste (Carotiden) an den Kopf abgegeben haben, jederseits zu einem Längsstamme (*S S*¹*)* vereinigen. Jene sind die **Vasa branchialia** und letztere stellen weiter nach hinten zu die Radix dextra und sinistra der Aorta dar *(RA, RA)*.

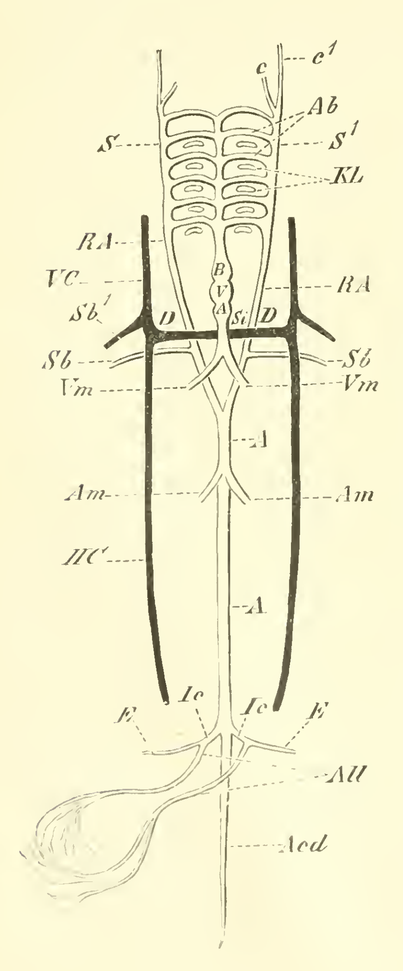


Fig. 261. Schematische Darstellung des embryonalen Gefässsystemes.

A, *A* Aorta abdominalis, *RA*, *RA* Radix dextra et sinistra Aortae, welche mittelst der Sammelgefässe *S*, *S*¹ aus den Branchialgefässen *Ab* hervorgehen, *c*, *c*¹ die Carotiden, *Sb* Arteria subclavia, *KL* Kiemenlöcher, *Si* Sinus venosus, *A* Atrium, *V* Ventrikel, *B* Bulbus arteriosus, *Vm* Venae omphalo-mesentericae, *Am* Arteriae omphalo-mesentericae, *Ic*, *Ic* Arteria iliacae communes, *E*, *E* Arteriae iliacae externae, *All* Allantois-Arterien (Art. hypogastricae), *Acd* Arteria caudalis, *VC*, *HC* vordere und hintere Cardinalvenen, die bei *Sb*¹ die Vena subclavia aufnehmen und dann in die Ductus Cuvieri *D*, *D* confluiren.

Die **Aorta** (A) ist zeitlebens, durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch, das wichtigste arterielle Gefäss des Körpers und zieht als ein starker, unpaarer, beharrlich Zweige abgebender Stamm an der Ventralseite der Wirbelsäule nach rückwärts bis zum Schwanzende, wo sie als Arteria caudalis (*Acd*) endigt.

Auf dem Wege dahin entspringen aus ihr die in einer gewissen Entwicklungsperiode wichtigen **Dotterarterien** (Arteriae omphalomesentericae *Am*, *Am*), welche das Blut nach der Oberfläche, d. h. nach der Peripherie des Dotters führen, allwo der Gasaustausch, d. h. die Athmung, stattfindet (Fig. 262 *R. Of. A*, *L. Of. A*).

Ist dieses geschehen, so kehrt das oxydirte Blut durch die **Dottervenen** (Venae omphalomesentericae *R.Of*, *L.Of*) zurück und ehe dasselbe in den Sinus venosus (*SV*) des Herzens einströmt, mischt sich mit ihm das venöse Blut der **Ductus Cuvieri** (Fig. 261, 262 *D* und *DC*).

Diese transversell verlaufenden Blutbahnen entstehen aus dem Zusammenfluss der vorderen und hinteren **Cardinalvenen**, d. h. zweier grosser Blutbahnen, welche das venöse Blut aus dem Wolff'schen

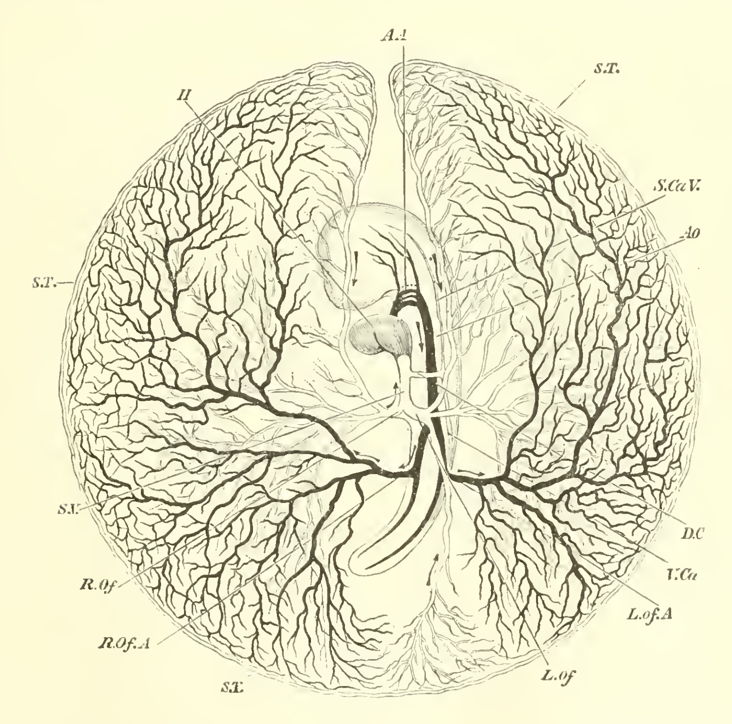


Fig. 262. Schema des Gefässsystems des Dottersackes vom Hühnchen am Ende des dritten Brüttages. Nach BALFOUR.

H Herz, *AA* zweiter, dritter und vierter Aortenbogen; der erste ist in seinem Mittelstück obliterirt, setzt sich aber von seinem proximalen Ende aus in die äussere, von seinem distalen Ende aus in die innere Carotis fort; *AO* Rückenaorta; *L.Of.A* linke, *R.Of.A* rechte Dotterarterie; *S.T* Sinus terminalis; *L.Of* linke, *R.Of* rechte Dottervene; *SV* Sinus venosus; *DC* Ductus Cuvieri; *S.Ca.V* obere, *V.Ca* untere Cardinalvene. Die Venen sind in doppelten Contouren angegeben, die Arterien schwarz. Die ganze Keimhaut ist vom Ei abgelöst und in der Ansicht von unten dargestellt. Daher erscheint rechts, was eigentlich links ist, und umgekehrt.

Körper und den Körperdecken aufnehmen (Fig. 261 *VC*, *HC*, Fig. 262 *S.CaV*, *V.Ca*).

Gegen das hintere Rumpfende zu entspringen aus dem Aortenstamm die zwei mächtigen Wurzeln der **Allantoisarterien.** Diese wichtigen Gefässe verzweigen sich, ihrem Namen entsprechend, auf der Allantois, d. h. auf dem embryonalen Harnsack, der, wie wir bereits in der Einleitung constatirt haben, aus einer Ausstülpung des primitiven Enddarmes hervorgeht. Indem die Allantois nun weiter und weiter auswächst, legt sie sich der inneren Fläche der Eischale an und dient, da letztere vermöge ihrer Porosität den Durchtritt der äusseren Luft gestattet, zu einer gewissen Fötalperiode als wichtiges Athmungsorgan.

Damit befinden sich die Kreislaufsverhältnisse des Fötus immer noch in einem Stadium der Indifferenz, d. h. es sind von hier an noch drei Wege der Weiterentwicklung möglich.

Entweder verlässt jetzt der Embryo das Ei und bedient sich als Wasserbewohner (**Anamnia**) seiner Branchialgefässe, wird also **kiemenathmend** und verwendet seine gesammte Allantois zur definitiven Harn-

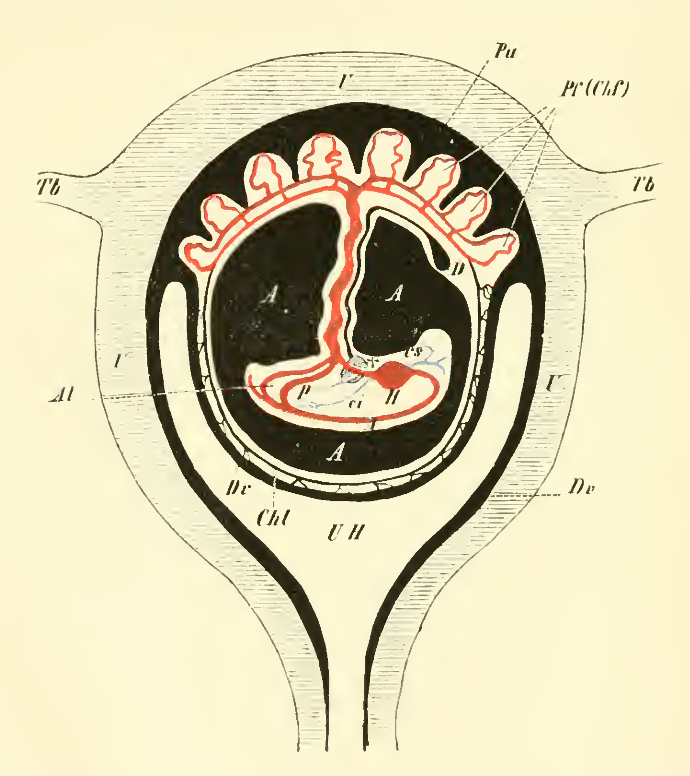


Fig. 263. Schematisches Durchschnittsbild durch den schwangeren Uterus des Menschen.

U Uterus, *Tb*, *Tb* Tuben, *UH* Uterushöhle, *Dv* Decidua vera, welche bei *Pu* zur Placenta uterina wird, *Dr* Decidua reflexa, *Pf* Placenta foetalis (Chorion frondosum), *Chl* Chorion laeve, *A*, *A* die von einer Flüssigkeit erfüllte Höhle des Amnion.

Innerhalb befindet sich der an der Nabelschnur hängende Embryo. *H* Herz, *Ao* Aorta, *ci* und *cs* Vena cava inferior und superior, *p* Vena portarum, *Al* Allantoisarterien (Art. umbilicalis), † die von der Vena umbilicalis durchsetzte Leber, *D* das rudimentäre Dotterbläschen.

blase (Amphibien), oder aber er wird, bei terrestrischer Lebensweise (**Sauropsiden**), ein **Lungenathmer**, erfährt dem entsprechend eine Modification, beziehungsweise eine Reduction seiner Branchialgefässe und seiner Allantois, welch letztere sich sogar ganz zurückbilden und schwinden kann (gewisse Reptilien, alle Vögel).

Die dritte Möglichkeit endlich ist die, dass der Embryo noch längere Zeit ein intrauterines Leben führt und dass seine Allantoisgefässe, unter Bildung der sog. **Chorionzotten**, in die Uteruswand einwuchern, um dort die innigsten, auf den Gasaustausch und auf die fötale Ernährung berechneten Beziehungen zu dem mütterlichen Gefässsystem zu gewinnen. Kurz, es kommt zur Bildung eines **Placentarkreislaufes**, eines **Mutterkuchens** (Placenta) (vergl. das Capitel, das über den Connex zwischen Mutter und Frucht handelt).

Diese höchste Entwicklungsstufe erreichen die Embryonen sämmtlicher Säugethiere mit Ausnahme der Monotremen und Marsupialier, und aus diesem Grunde stellt man diese beiden letztgenannten Gruppen als **Aplacentalia** den übrigen Säugethieren als den **Placentalia** gegenüber. Bei den letzteren besteht also eine der Aufgaben der Allantois darin, zum Transport der fötalen Gefässe an die mütterliche Uteruswand zu dienen, und ist dadurch das Zustandekommen der Placenta gesichert, so geht jene einen Rückbildungsprocess ein. Ihr ausserhalb des Fötus gelegener Abschnitt geht ganz zu Grunde, während der intraabdominale Rest theils zu einem soliden, bindegewebigen Strang (Urachus), theils zur definitiven Harnblase (Vesica urinaria) und zu deren Ausführungsgang (Urethra) wird. (Vergl. das Capitel über den Urogenitalapparat.)

Die Branchialgefässe kommen als solche bei den Mammalia so wenig, wie bei den Sauropsiden, in irgend einer Entwicklungsperiode zu physiologischer Verwendung, sondern werden, so weit sie keinen gänzlichen Schwund erfahren, zu wichtigen Blutbahnen des Halses, des Kopfes (Carotiden), der oberen Extremitäten (Subclavia), des Lungenkreislaufes (A. pulmonalis) und zu der paarigen oder unpaaren Aortenwurzel.

Was die Zahl der Branchialgefässe anbelangt, so beläuft sie sich, wie aus dem Verhalten der Amphibienlarven, gewisser Dipnoër und Ganoiden erhellt, ursprünglich auf sechs. Jedenfalls steht fest, dass die Lungenarterie bei den genannten Formen aus dem Arterienbogen des sechsten hintersten Visceralbogens entspringt.

Da nun die Lungenarterie sicherlich in der ganzen Vertebraten-Reihe aus einem und demselben serialen Arterienbogenpaare entspringt, so kann die bisherige Annahme, wonach sie bei den Amnioten aus dem fünften Paare hervorgehen soll, nicht richtig sein. Es muss also hier ein zwischen dem vierten und angeblich fünften primitiven Arterienbogen liegender Bogen übersehen worden sein, mit anderen Worten: der angebliche fünfte Arterienbogen der Amnioten muss in der That der sechste Arterienbogen sein. Kurz, zwischen den Pulmonalarterien der Amphibien und denjenigen der Amnioten muss eine complette Homologie bestehen (Boas).

Diese Annahme wird zur Gewissheit erhoben durch den von van Bemmelen bei Lacerta, Tropidonotus und dem Hühnchen erbrachten Nachweis der Existenz von sechs primitiven Arterienbogen, von

welchen der fünfte sich frühzeitig rückbildet, während der sechste zur Pulmonalarterie wird.

Auch die Verhältnisse der Säugethiere werden sich durch weitere Untersuchungen noch in ähnlicher Weise herausstellen und die Lehre von den Arterienbogen wird sich künftighin folgendermassen formuliren lassen. Bei allen mit Lungen versehenen Vertebraten werden (beziehungsweise: wurden früher) jedenfalls sechs Arterienbogen angelegt, von welchen die beiden ersten, der Kiefer- und Hyoidbogen, fast immer frühzeitig zu Grunde gehen; nur bei Lepidosteus und Polypterus persistirt der zweite derselben. Die übrigen, der dritte bis sechste Bogen, persistiren sämmtlich bei den Knochenganoiden, Dipnoërn, Teleostiern und bei einigen Amphibien; bei andern Amphibien geht aber der fünfte Bogen am Schluss des Larvenlebens gänzlich zu Grunde, und dasselbe ist auch bei allen Amnioten schon während des Fötallebens der Fall. Das dritte Bogenpaar wird bei den Amphibien sowie bei den Amnioten zu den Carotiden, das vierte Bogenpaar (oder — bei Vögeln und Säugethieren — nur der eine Bogen des vierten Paares) bildet die Aorta, das sechste bei allen Wirbelthieren (mit Ausnahme von Lepidosteus und den Teleostiern, bei welchen ein der Lungenarterie der übrigen entsprechendes Gefäss fehlt) die Lungenarterien (Boas).

Das Herz und seine Gefässe.

Fische.

Während dem Amphioxus ein differenzirtes Herz, im Sinne der übrigen Vertebraten, abgeht, ist es bei allen übrigen Fischen gut entwickelt und liegt weit vorne in der Rumpfhöhle, gleich hinter dem Kopf. Stets ist das Herz nach einem und demselben Grundtypus gebaut, wie ich ihn oben schon geschildert habe. Man unterscheidet also eine Kammer (Fig. 264 **A**, *V*) und eine Vorkammer, welch letztere aus einem Sinus venosus das Blut aufnimmt und sich seitlich zu den sogen. Herzohren (Auriculae cordis) ausbuchtet (Fig. 264 *A*, *A*). Entsprechend der verschiedenen physiologischen Aufgabe der beiden Abtheilungen besitzt der Vorhof eine schwächere, der Ventrikel dagegen durchweg eine stärkere, nach innen netzartig, oder auch mit grösseren Balken (Trabeculae cordis), vorspringende Muskulatur, eine Regel, die für die ganze Thierreihe gilt (Fig. 264 **C**, *A*).

An der Verbindungsstelle zwischen Kammer und Vorkammer, am sogen. Ostium atrio-ventriculare, finden sich in der Regel zwei, hie und da auch mehr (bis 6) häutige Klappen (Figur 264 **C** *a*, *a*). Viel zahlreicheren, in mehreren Reihen stehenden Klappen begegnet man im Truncus arteriosus (Fig. 264 C, *Ca*, *b*). Am zahlreichsten sind sie bei Selachiern und Ganoiden entwickelt, allein es macht sich bei den am meisten nach rückwärts, also gegen den Ventrikel zu, liegenden Klappen bereits da und dort das Bestreben geltend, einen Rückbildungsprocess einzugehen. Nur die vorderste Klappenreihe wird hiervon nicht ergriffen, und diese ist es denn auch, welche der einzigen, zwischen Ventrikel und Bulbus liegenden Klappenreihe der Teleostier entspricht. Hand in Hand damit hat auch der Conus arteriosus der Teleostier eine mehr oder weniger starke Rückbildung erfahren, so dass der Bulbus arteriosus häufig direct an den Ventrikel stösst (Fig. 264 **B**, *Ba*).

Fig. 264. Verschiedene Fischherzen. *A* vom Hammerhai, *B* vom Welse (Silurus glanis), *C* Herz eines Haifisches, aufgeschnitten.

A, *A* Atrien, *a a* Auriculae cordis, *V* Ventrikel, *Ba* Bulbus arteriosus, *tr* Truncus arteriosus. In *C* bedeuten *a*, *a* die Atrioventricularklappen, *b* Klappen des Conus arteriosus (*Ca*).

Das Herz der Fische führt nur venöses Blut und wirft dieses durch die Kiemenarterien (Fig. 265 *a*) in die Kiemencapillaren (*R*), von wo es, nachdem die Oxydation stattgefunden hat, durch die Kiemenvenen wieder abgeführt wird (Fig. 265 *b*). Wie sich dann aus diesen die Wurzeln der Aorta bilden, wurde oben schon erläutert.

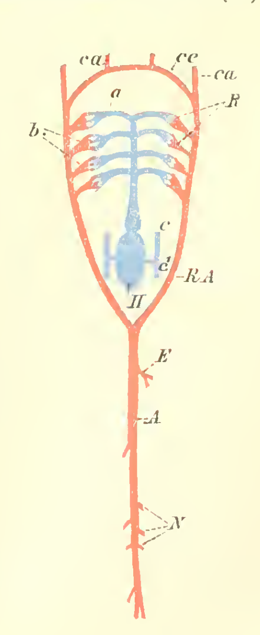


Fig. 265. Schematische Darstellung des arteriellen Gefässsystems der Fische.

H Herz, *c*, c^1 vordere und hintere Cardinalvene, *a* Kiemenarterien, *R* Capillarnetz der Kiemengefässe, *b* Kiemenvenen, *ce* Circulus cephalicus, *ca* Carotis, *RA* Radix Aorta, *A* Aorta abdominalis, *E* Eingeweidearterie, *N* Nierenarterien.

Dipnoi.

Auch bei den Dipnoërn liegt das Herz weit vorne, gegen den Kopf zu, allein es zeigt, entsprechend der hier neben der Lungenath-

mung bestehenden Kiemenathmung, schon eine höhere, zwischen die Fische und Amphibien eingeschobene Entwicklungsstufe. Das Atrium, und bis zu einem gewissen Grade auch der Ventrikel, zerfällt durch das Auftreten eines Septums in zwei Abtheilungen. Der Conus arteriosus ist spiralig gedreht, besitzt bei Ceratodus acht Querreihen von Klappen und beginnt sich ebenfalls in zwei Abtheilungen zu trennen. Dies ist bei Protopterus vollends erreicht, so dass also hier zwei Blutströme, ein arterieller und ein venöser, neben einander hergehen (Fig. 266 *a*, *b*). Ersterer führt das Lungenvenenblut, welches von dem linken Atrium in den linken Ventrikel und von hier in die beiden vordersten Kiemenarterien eingetrieben wird (Fig. 266, *I*, *II*). Der venöse Strom dagegen stammt aus dem rechten Ventrikel und gelangt, nachdem das Blut in der dritten und vierten Kiemenarterie durchgeathmet ist, durch die entsprechenden Kiemenvenen in die Aortenwurzeln (*III*, *IV*, 3, 4, *RA*). Aus der hintersten Kiemenvene entspringt jederseits die zur Lunge führende Arteria pulmonalis (Fig. 266 *Ap*), so dass also hier das Blut noch einmal durchgeathmet wird, bevor es durch die Lungenvenen zum Herzen, d. h. zum linken Vorhof, zurückströmt.

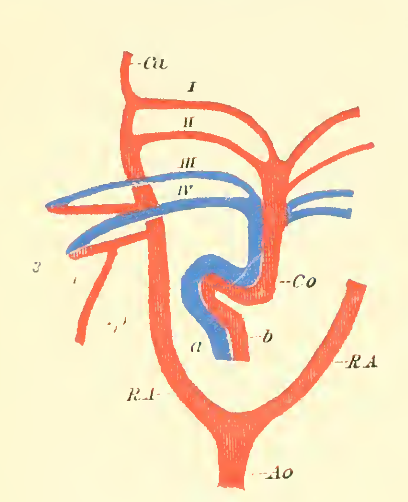


Fig. 266. Schematische Darstellung des Kiemenkreislaufs von Protopterus.
Co Conus arteriosus, welcher in zwei Abtheilungen *a* und *b* zerfällt. Durch *a* strömt rein arterielles Blut in die beiden vordersten Kiemenarterien *I* und *II*; durch *b* rein venöses in die beiden hintersten Kiemenarterien *III* und *IV*. 3 und 4 deuten die Kiemenvenen resp. die Kiemencapillarität an. *Ap* Arteria pulmonalis, *RA* Radix Aortae, *Ao* Aorta, *Ca* Carotis.

Amphibien.

Mit Ausnahme der Gymnophionen, wo das Herz weit nach hinten rückt, finden wir es bei allen übrigen Amphibien auch hier noch sehr weit vorne im Thorax, ventral von den ersten Wirbeln gelagert. Wie bei Dipnoërn, so kommt es auch hier zu einem mehr oder weniger vollkommenen, d. h. gefensterten oder auch soliden Septum atriorum. An der Atrioventriculargrenze liegen stets zwei ächte, fibröse Taschenklappen, welche mit der Ventrikelwand durch Fäden verbunden sind.

Der Ventrikelraum ist unpaar und weder bei Urodelen noch bei Anuren zeigt sich in seinem Innern eine Spur einer Scheidewand, so dass also das von demselben abfliessende Blut einen gemischten Charakter haben muss (Fig. 267). Im Allgemeinen besitzt der Ventrikel eine kurze, gedrungene Form, und nur bei Amphiuma, Proteus und den Gymnophionen streckt er sich mehr in die Länge. Nach vorne zu schliesst sich an ihn, wie beim Selachier-, Ganoiden- und Dipnoërherzen, ein Conus und weiterhin ein Truncus

arteriosus. Ersterer ist (bei typischer Entwicklung) spiralig gedreht, besitzt eine Querreihe von Klappen an jedem Ende und zeigt eine ins Lumen einspringende Spiralfalte[1]). Dies gilt z. B. für den Axolotl, für

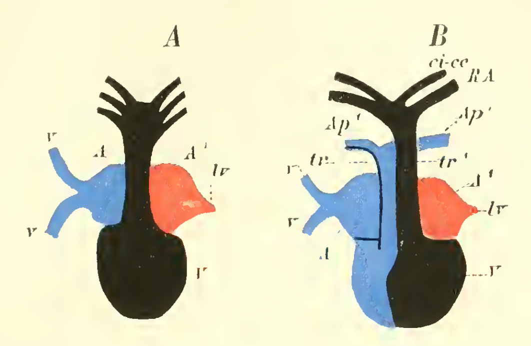


Fig. 267. *A* und *B*. Schema der Blutvertheilung im Urodelen- und Anurenherzen. *A* Rechtes-, A^1 linkes Atrium, *V* Ventrikel, *tr* Truncus arteriosus, bei Anuren in zwei Abtheilungen *tr*, tr^1 getrennt. Durch *tr* fliesst rein venöses Blut in die Lungenarterien *Ap* Ap^1, durch die Abtheilung tr^1 aber strömt gemischtes Blut in die Carotiden *ci* und *ce*, sowie in die Wurzeln der Aorta *RA*; *lv*, *lv* bedeuten die Lungen-, *v v* die in das rechte Atrium einmündenden Körpervenen.

Amblystoma, Salamandra, Amphiuma und Siren. Bei andern, wie z. B. bei Menobranchus, Proteus, Gymnophionen etc., finden sich Rückbildungen, die sich in einer Streckung des Conus, Schwund der Spiralfalte und der einen Klappenreihe äussern.

Bei Anuren erstreckt sich die im Truncus resp. Conus liegende Falte so weit nach hinten, dass gar kein ungetheilter Raum in jenem mehr existirt. Die Folge davon ist, dass die eine Abtheilung der Kiemengefässe, aus welchen die Art. pulmonalis hervorgeht, rein venöses, die andere aber gemischtes Blut führt (Fig. 267, **B**).

Wie bei Dipnoërn, so entspringen auch bei Amphibien aus dem (kurzen) Truncus jederseits vier Kiemenarterien, welche sich bei der einen guten Typus darstellenden Larve von Salamandra folgendermassen verhalten.

Die vordersten drei begeben sich zu ebenso vielen äusseren Kiemenbüscheln, wo sie sich capillär auflösen (Fig. 268, 1, 2, 3). Aus dieser

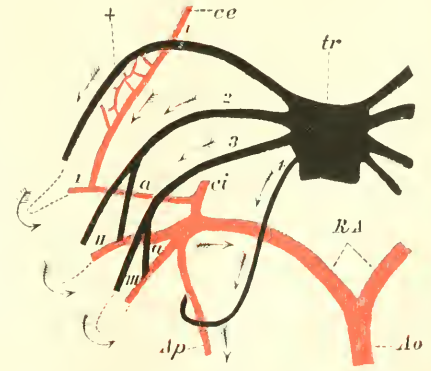


Fig. 268. Die Arterienbogen einer Salamanderlarve, leicht schematisirt. Nach J. E. V. Boas.

tr Truncus arteriosus, 1—4 die vier Kiemenarterien, wovon sich die vierte mit der Arteria pulmonalis (*Ap*) verbindet, *I—III* die entsprechenden Venen. *a*, *a* Directe Anastomosen zwischen der zweiten und dritten Kiemenarterie und Kiemenvene, *ce*, *ci* Carotis externa und interna, † netzförmige Anastomosen zwischen der Carotis externa und der ersten Kiemenarterie (spätere Carotidendrüse), *RA* Radix Aortae, *AO* Aorta. Die Pfeile zeigen die Richtung des Blutstromes an.

1) Die Spiralfalte ist aus verschmolzenen Klappen hervorgegangen zu denken.

Capillarität gehen drei Kiemenvenen (*I—III*) hervor, welche sich dorsalwärts wenden, um hier zusammenzufliessen und jederseits die Aortenwurzel (*RA*) zu bilden. Die vierte (schwächere) Kiemenarterie geht zu keiner Kieme, sondern zu der aus der dritten Kiemenvene entspringenden Arteria pulmonalis (Fig. 268, 4, *Ap*). Letztere führt also weit mehr arterielles als venöses Blut und so wird die Lunge der Salamanderlarve ähnlich wie eine Schwimmblase sich verhalten und keiner respiratorischen Function fähig sein.

Aus der ersten Kiemenvene entspringt medianwärts die Carotis interna (*ci*), lateralwärts die Carotis externa (*ce*)[1]).

Letztere ist in ihrem Laufe nach vorwärts durch netzartige Anastomosen (†) mit der benachbarten ersten Kiemenvene (1) verbunden und daraus geht später die als accessorisches Herz fungirende sogenannte Carotidendrüse des erwachsenen Salamanders hervor. Wie ein Blick auf die Figur 268 lehrt, existiren bei *a*, *a* directe Verbindungen zwischen der zweiten und dritten Kiemenarterie und den zugehörigen Kiemenvenen.

Gegen das Ende der Larvenperiode prävalirt die zweite Kiemenvene bedeutend an Stärke und auch der vierte Arterienbogen ist stärker

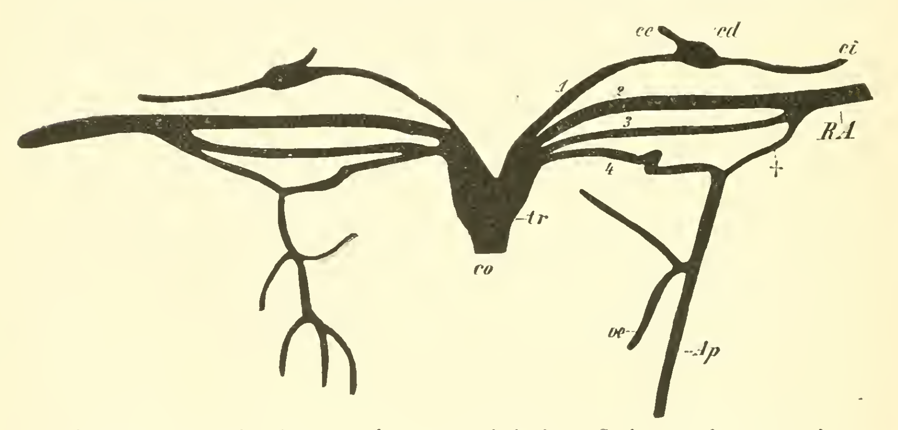


Fig. 269. Arterienbogen einer entwickelten Salamandra maculosa, ausgebreitet. Nach J. E. V. Boas.

Co Conus, *tr* Truncus arteriosus, 1—4 die vier Arterienbogen, *ce* Carotis externa, *cd* Carotisdrüse, *ci* Carotis interna. Der vierte Arterienbogen hat als Arteria pulmonalis (*Ap*) bedeutend an Ausdehnung zugenommen und hängt nur durch einen dünnen Ductus Botalli (†) mit dem 2ten resp. 3ten Bogen zusammen, *RA* Radix Aortae, *oe* Ramuli oesophagei.

geworden. Dieser liefert nun, unter gleichzeitiger Reduction der Anastomose mit der dritten Kiemenvene, die Hauptmasse des Blutes für die Lungenarterie, d. h. jenes ist nun weit mehr venös als arteriell. Zuletzt sistirt die Kiemenathmung und die Folge davon ist, dass die Anastomosen der Gefässbogen nicht mehr durch Capillarität, sondern direct erfolgen (Fig. 269, 2, 3, 4). Schliesslich löst sich die Verbindung zwischen dem ersten und zweiten Gefässbogen, und während jener zum Carotidensystem und dieser zur ausserordentlich starken Aortenwurzel wird (Figur 269, *ce*, *ci*, *RA*), bleibt zeitlebens eine Anastomose (Fig. 269 †)

1) Bezüglich der genaueren Verhältnisse, namentlich hinsichtlich des vordersten Gefässbogens (Arteria hyo-mandibularis), verweise ich auf die Arbeit von F. Maurer. Vergl. auch das Capitel über das Respirationsorgan.

zwischen dem zur starken Arteria pulmonalis werdenden vierten und dem zweiten resp. dritten Gefässbogen bestehen. Dies ist der **Ductus Botalli**.

Der dritte Bogen unterliegt bezüglich seiner Entfaltung den allergrössten Schwankungen, ja er kann sogar nur einseitig entwickelt sein oder auch ganz fehlen.

Bei den Anurenlarven finden sich jederseits ebenfalls vier Kiemenarterien, allein sie stehen mit den zugehörigen Venen nur durch Capillarität und nicht durch directe Anastomosen (vergl. Fig. 268 *a*, *a*) in Verbindung. Die Folge davon ist, dass hier alles Blut oxydirt wird.

Beim erwachsenen Frosch ist der dritte Arterienbogen ganz obliterirt und der erste vom zweiten ganz abgeschnürt. Alles Uebrige verhält sich wie bei Salamandra.

Reptilien.

Auch hier, wie überhaupt bei allen Amnioten, entsteht das Herz weit vorne am Halse, in der Nähe der Kiemenspalten, später aber, bei der Herausbildung eines Halses, rückt es viel weiter in die Brusthöhle herab, als dies bei den Anamnia der Fall ist[1]). Die Folge davon ist, dass der N. vagus, eine wichtige Innervationsquelle des Herzens, entsprechend weit mitausgezogen wird und dass andrerseits die zum Kopfe aufsteigenden Carotiden, wie auch die absteigenden Jugularvenen, an Länge gewinnen.

Der Hauptfortschritt dem Amphibienherzen gegenüber liegt in dem Auftreten einer Ventrikelscheidewand, mag dieselbe, wie bei Sauriern, Ophidiern und Cheloniern, noch unvollkommen sein oder vollkommen, wie bei Crocodiliern[2]). Stets vereinigen sich zwei Gefässstämme zur Bildung der Aorta, oder anders, im Sinne der menschlichen Anatomie, ausgedrückt: stets existiren zwei Arcus (Radices) Aortae, ein rechter und ein linker (Fig. 270 **C**, † und *). Ein jeder von diesen beiden kann in seinem Anfangstheil (Fig. 270 **A** 1, 2) wieder aus zwei mit einander anastomosirenden Gefässbogen bestehen (Lacerta), oder je nur aus einem (gewisse Saurier, Ophidier, Chelonier, Crocodilier) (Fig. 270 **B**, *RA*, *RA*). Der am meisten nach hinten liegende Gefässbogen ist die Arteria pulmonalis (*Ap*, Ap^1). In letztere, sowie auch in den linken Aortenbogen ergiesst sich das Blut des rechten Ventrikels und dieses wird, je nachdem das Septum ventriculorum vollständig oder unvollständig ist, entweder rein venös sein (Crocodilier), oder einen gemischten Charakter tragen (die übrigen Reptilien Fig. 270, **C**).

Die Herzklappen haben in der Reihe der Reptilien eine bedeutende Reduction erfahren, denn es handelt sich sowohl an der Atrio-Ventriculargrenze, als auch am Ursprung der Aorten und der A. pul-

1) Am weitesten nach vorne treffen wir es zeitlebens bei Lacertiliern und Cheloniern; viel weiter nach hinten liegt es bei den Amphisbänen, Schlangen und Crocodiliern.

2) Auch hier existirt übrigens noch eine kleine Communicationsöffnung zwischen beiden Ventrikeln, das Foramen Panizzae. Nicht weit davon entfernt liegt, ähnlich wie bei Schildkröten, zwischen dem Ursprung der linken Aorta und der Lungenarterie ein kleiner Hyalinknorpel.

monalis stets nur noch um eine einzige Reihe von Klappen, und dies gilt von nun an auch für alle übrigen Amnioten.

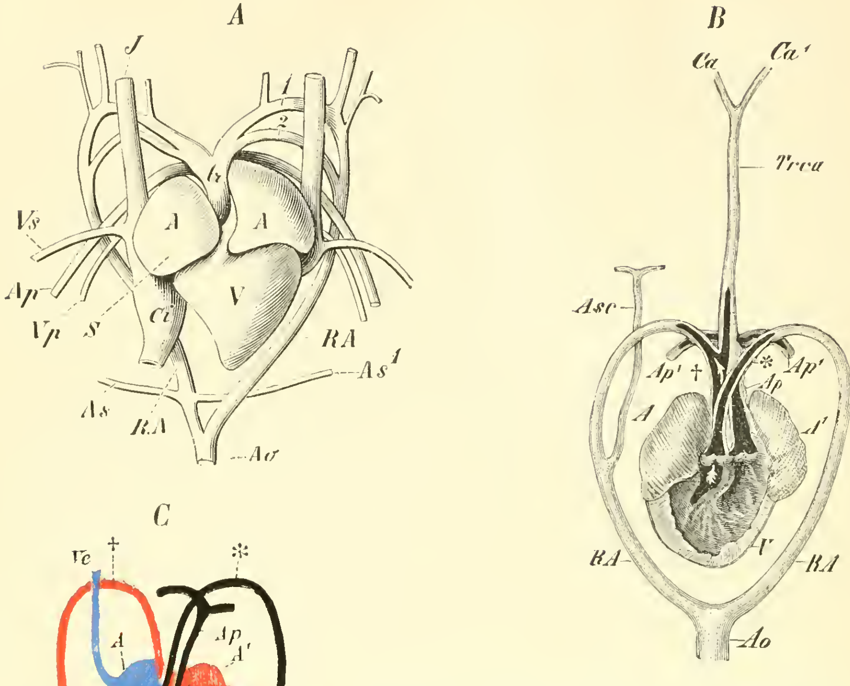


Fig. 270. *A* Herz einer Lacerta muralis, *B* eines grossen Varanus, aufgeschnitten; *C* Schema des Reptilienherzens.

*V V*¹ Herzventrikel, *A*, *A*¹ Herzatrien, *tr*, *Trca* Truncus anonymus, 1, 2 erster und zweiter Arterienbogen, *Ap*, *Ap*¹, *Vp* Arteria und Vena pulmonalis, † und * rechter und linker Aortenbogen, *RA* Radix Aortae, *Ao* Aorta, *Ca*, *Ca*¹ Carotiden, *Asc*, *As* Arteria subclavia, *J* Vena jugularis, *Vs* Vena subclavia, *Ci* Vena cava inferior. Diese drei Venen fliessen in den Sinus venosus zusammen. Die von *S* ausgehende punktirte Linie ist unter das Atrium dextrum (*A*) hinuntergehend zu denken. *Ve*, *Ve* deuten in dem Herzschema *C* dieselben Venen an.

Vögel und Säuger.

Hier ist die Scheidung der Atrien und der Ventrikel stets eine vollkommene und nirgends findet mehr eine Mischung des arteriellen und venösen Blutes statt. Die Ventrikel spielen von jetzt ab durch stärkere Entfaltung den Atrien gegenüber die Hauptrolle und ihre Musculatur ist äusserst compact und sehr stark geworden. Dies gilt insbesondere für den linken Ventrikel, der an seiner Innenwand mächtige Papillarmuskeln entwickelt, und um den der von einer viel dünneren Muskelwand begrenzte Ventrikel halbmondförmig gleichsam herumgebogen ist (Fig. 271 **B** *Vd, Vg*).

Wie bei Säugethieren, so nimmt auch bei den Vögeln das rechte Atrium durch die obere und untere Hohlvene das Körpervenenblut, sowie das eigene Blut des Herzens, die Vena coronaria

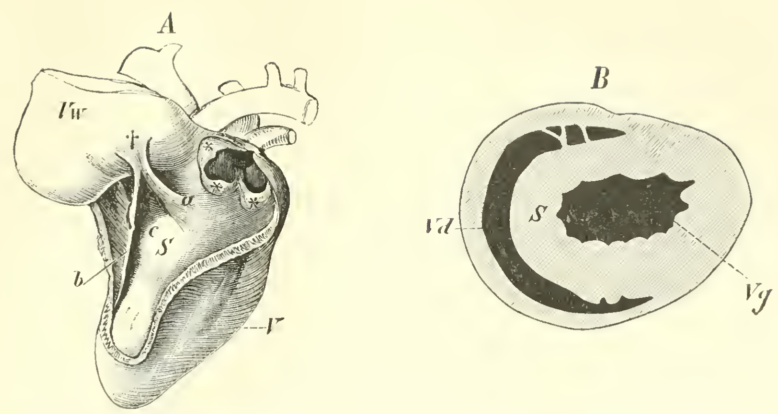


Fig. 271. **A** Herz des Schwanes mit aufgeschnittenem rechtem Ventrikel. *Vw* Vordere Ventrikelwand zurückgeschlagen, wodurch die mit zwei Muskelfalten (*a* und *b*) entspringende Atrioventricularklappe gespannt wird, † ihr Insertionspunkt an der vorderen Ventrikelwand, *c* Eingang in das Ostium atrio-ventriculare, *S* Septum ventriculorum, *** die drei Semilunarklappen der A. pulmonalis, *V* linker Ventrikel.

B Querschnitt durch den rechten (*Vd*) und den linken (*Vg*) Herzventrikel von Grus cinerea. *S* Septum ventriculorum.

cordis auf, und ist durch eine wohl ausgebildete Klappe vom rechten Ventrikel abgegrenzt. Letztere (Fig. 271 **A** *a, b, c*, †) zeigt übrigens in ihrer zeltartigen Configuration bei Vögeln ein Verhalten, das sich auf die Säugethiere nicht fortsetzt. Bei diesen entwickelt sich vielmehr an derselben Stelle eine aus drei Zipfeln bestehende Klappe (Valvula tricuspidalis), welche mit sehnigen Fäden an der Herzwand befestigt ist. Worin aber beide wieder übereinstimmen, das ist erstens der Besitz von je drei halbmondförmigen, taschenartigen Klappen, am Ursprung der A. pulmonalis und der Aorta (Fig. 271 **A** ***), und zweitens die aus zwei membranösen Klappen bestehende Valvula bicuspidalis an der Atrio-Ventriculargrenze des linken Herzens.

Was die aus dem Herzen entspringenden grossen Gefässe betrifft, so unterscheiden sich die Vögel dadurch von den Säugern, dass bei den ersteren der (vierte) rechte, bei letzteren aber der linke Arterienbogen zum Aortenbogen und dass sein Gegenstück auf der andern Seite jeweils zur Arteria subclavia wird. Also handelt es sich hier wie dort stets nur um eine einzige, unpaare Radix Aortae.

Der hinterste Gefässbogen wird, wie oben schon erwähnt, bei Vögeln und Säugern — und darin liegt bekanntlich eine Uebereinstimmung mit Amphibien und Reptilien — zum System der Arteria pulmonalis.

Bezüglich der genaueren Verhältnisse, wie namentlich der Bildungsgeschichte des Säugethierherzens, wobei es sich anfänglich um eine offene Communication zwischen beiden Atrien, d. h. um ein durch das sog. Foramen ovale erfolgendes Ueberströmen des Blutes der unteren Hohlvene in den linken Vorhof handelt, muss ich auf die Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte verweisen.

Was den Ursprung der Carotiden und Subclavien aus dem Aortenbogen betrifft, so herrschen bei den Säugethieren sehr grosse Verschiedenheiten, welche im Wesentlichen darauf hinauskommen,

A B C D E

Fig. 272. Fünf verschiedene Modificationen der aus dem Arcus Aortae entspringenden grossen Gefässe.

Ao Aortenbogen, *tb* Truncus brachio-cephalicus, *tbc* Truncus brachio-cephalicus communis, *c* die Carotiden, *s* Arteriae subclaviae.

dass die betreffenden Gefässe entweder getrennt entstehen oder in den allermannigfachsten Verbindungen miteinander getroffen werden. So kann es sich, je nach den verschiedenen Thiergruppen, jederseits um einen Truncus brachiocephalicus (Fig. 272 **A**), oder um einen unpaaren Truncus brachiocephalicus communis (**E**), oder endlich um einen gemeinsamen Carotidenstamm und einen jederseits getrennten Ursprung der Subclaviae (**D**) etc. etc. handeln.

Arteriensystem.

Schon mehrfach wurde darauf hingewiesen, dass es sich bei allen Wirbelthieren um ein grosses, subvertebral gelegenes, in der Längsaxe des Körpers verlaufendes Gefäss, die Aorta, handelt, und dass letzteres aus dem Zusammenfluss der Kiemengefässe hervorgeht. Aus letzteren bilden sich aber auch die für den Hals und den Kopf bestimmten Carotiden, eine innere, welche das Blut zur Ernährung des Gehirns, d. h. hauptsächlich nach der Schädelhöhle führt, und eine äussere, welche sich an der äusseren Kopffläche, dem Gesicht, der Zunge und an den Kaumuskeln verbreitet.

Die für die vordere Extremität bestimmte Subclavia zeigt einen sehr unbeständigen, bald symmetrischen, bald unsymmetrischen Ursprung. Sie entsteht entweder noch im Bereich der Kiemengefässe, oder aus den Aortenwurzeln, oder auch erst aus dem Aortenstamm.

Auf die freie Extremität übertretend, wird sie zur A. axillaris und weiterhin zu der Arterie des Oberarmes, A. brachialis. Diese endlich zerfällt in zwei für den Vorderarm bestimmte Zweige, die A. radialis und ulnaris, aus welchen in der Vola manus der Primaten der hohe und tiefe Hohlhandbogen, sowie die Fingerarterien hervorgehen.

Aus der Aorta, an welcher man eine vordere Abtheilung, die Pars thoracica, und eine hintere, die Pars abdominalis, unterscheiden kann, entspringen die, die Leibesdecken sowie die Brust- und Baucheingeweide versorgenden, Arteriae intercostales, lumbales und intestinales. Letztere zerfallen wieder in zwei Hauptgruppen, d. h. in solche, welche für den Tractus intestinalis mit der Milz und den drüsigen Adnexa (Leber, Pancreas), und in solche, welche für das Urogenitalsystem bestimmt sind. Beide unterliegen in ihren einzelnen Zweigen den allergrössten Schwankungen nach Zahl und Stärke. So unterscheidet man bald eine einzige A. coeliaco-mesenterica (Fig. 273 *Cm*), bald eine getrennte Coeliaca und eine oder mehrere Arteriae mesentericae, intesti-

nales etc. etc. Aehnlich verhält es sich mit den Arteriae renales und genitales.

Das Endstück der Aorta abdominalis, welches häufig in den von den unteren Wirbelbogen gebildeten Canal zu liegen kommt, wird A. caudalis (Fig. 273 *Aoc*) genannt und steht bezüglich seiner Entwicklung selbstverständlich in gerader Proportion zur Stärke des Schwanzes. Wo dieser, wie z. B. bei den Anthropoiden und dem Menschen, rudimentär wird, spricht man von einer Arteria sacralis media, und im letzteren Fall erscheint die Aorta ihrer Hauptmasse nach nicht mehr durch jene, sondern durch die in der Beckengegend abgehenden Arteriae iliacae (Fig. 273 *Ilc*) fortgesetzt.

Diese grossen Gefässe zerfallen in eine, aus dem Anfangsstück der embryonalen Allantoisarterien hervorgegangene, für die Beckeneingeweide bestimmte Iliaca interna s. A. hypogastrica und in eine für die hintere Extremität bestimmte Iliaca externa s. A. crualis (Fig. 273 *Ilc*, *Hy*, *Cr*). Letztere kann auch durch eine auf der Rückseite des Beckens austretende A. ischiadica ersetzt werden (Vögel).

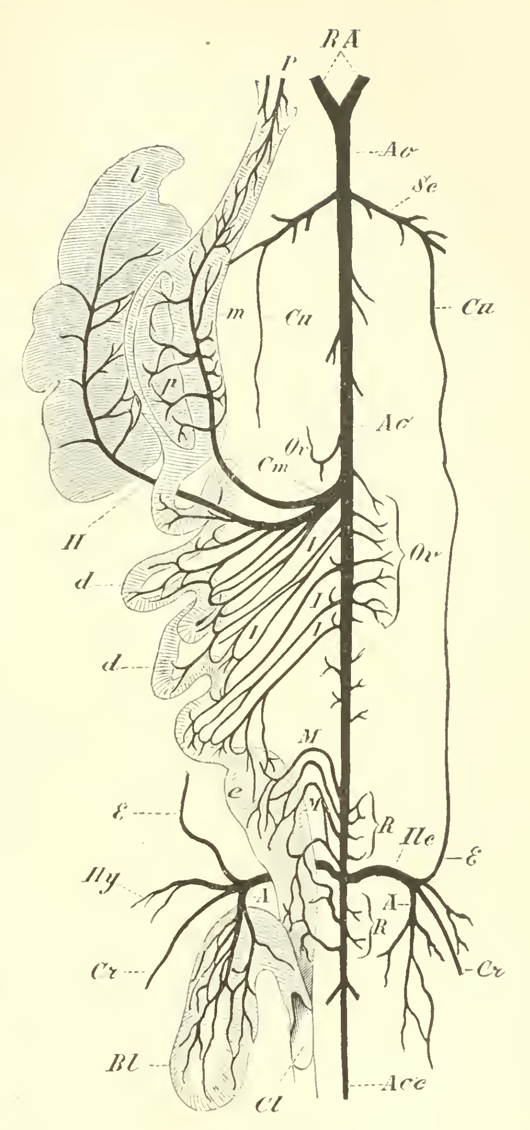


Fig. 273. Das arterielle Gefässsystem von Salamandra maculosa. *RA* Radix Aortae, *Ao*, *Ao* Aorta, *Sc* A. subclavia, aus welcher die A. cutanea (*Cu*) entspringt; letztere anastomosirt nach hinten zu mit der A. epigastrica *E*, *Ov* A. A. ovaricae, *Cm*. A. coeliaco-mesenterica, *H* A. hepatica, *I*, *I*, *I* zum Mitteldarm sich begebende A. A. intestinales, *M*, *M* Mastdarm-Arterien, *R*, *R* A. A. renales, *Ilc* A. iliaca communis, *Cr* A. cruralis, *Hy* A. hypogastrica, *A*, *A* Allantoisarterien, *Aoc* Aorta caudalis.

Bezeichnungen des Tract. intestin. *P* Pharynx und Schlund, *m* Magen, *p* Pancreas, *l* Leber, *d*, *d* Dünn- oder Mitteldarm, *e*, *e* Enddarm, *Bl* Harnblase, *Cl* Cloake.

An der freien Extremität kommt es dann zu einer Verzweigung der Hauptschlagader, welche im Allgemeinen den uns von der vorderen Extremität her schon bekannten Verhältnissen entspricht.

Venenystem [1]).

Fische.

Bei den Embryonen aller **Fische** tritt eine anfangs paarige, später aber unpaar werdende Vene auf, welche im Schwanz als Caudalvene entspringt, die Cloake mit zwei Aesten umgreift und dann wieder als einfacher Stamm am ventralen Umfang des gesammten Darmes hin verläuft. Dies ist die **Subintestinalvene,** welche auch zum Dottersack in Beziehung steht und am Ende der Fötalzeit entweder theilweise oder ganz verkümmert [2]), beziehungsweise sich mit ihrem proximalen Endstück in die linke Lebervene umbildet. Die rechte Lebervene entsteht selbständig, in beiden aber finden sich nach vorne gegen das Herz zu in der Regel starke sinuöse Erweiterungen.

Erst nachdem die Subintestinalvene bereits in der Rückbildung begriffen ist, erscheint ein zu beiden Seiten der Aorta, medial von der Urniere, liegendes zweites Venensystem, nämlich die **Cardinalvenen.** Diese sind dazu berufen, in der ganzen Vertebratenreihe, sei es nur in fötaler Zeit oder sei es (Anamnia) das ganze Leben hindurch, eine ungleich grössere Rolle zu spielen, als die Subintestinalvene, welch letztere bei Amnioten nicht einmal mehr in fötaler Zeit in die Erscheinung tritt [3]).

Die Cardinalvenen — und ich habe im Folgenden wesentlich die Verhältnisse der Selachier im Auge — zeigen im Allgemeinen eine bilaterale Anlage, doch handelt es sich nicht selten um Störungen der Symmetrie, ja es kann sogar die Cardinalvene auf einer Seite gänzlich fehlen. Bei Selachiern (Fig. 274) finden sich vor ihrer Einmündung in die Ductus Cuvieri (siehe hierüber später das Nähere) sinuöse Erweiterungen, wie sie auch bei den Lebervenen beobachtet werden (lacunärer Charakter).

Man unterscheidet in der Regel ein vorderes und hinteres Paar von Cardinalvenen. Erstere, welche auch Venae jugulares genannt werden, führen das Blut vom Hals und Kopf zurück; letztere entstehen im Bereich der Urnieren und Geschlechtsorgane, wohin das venöse Blut von der Schwanzgegend und dem hintersten Abschnitte des Enddarmes aus gelangt und wo sie sich (ursprüngliches Verhalten) pfortadermässig auflösen können. Dem entsprechend kann man in diesem **Nierenpfortadersystem** [4]), Venae advehentes und revehentes unterscheiden (Fig. 274).

Die vorderen und hinteren Cardinalvenen vereinigen sich rechts und

---

1) Das Venensystem der Anamnia und z. Th. auch dasjenige der Amnioten hat kürzlich durch F. HOCHSTETTER eine gründliche Durcharbeitung erfahren, und seine Resultate liegen der folgenden Darstellung grossentheils zu Grunde. Ausserdem verdanke ich dem genannten Autor sehr werthvolle briefliche Notizen über die hinteren Cardinalvenen und die Venae vertebrales posteriores der Amnioten.

2) Bei Teleostier-Embryonen steht die Subintestinalvene als zuführendes Gefäss zum Dottersack in wichtiger Beziehung, schwindet aber später wieder. Bei Petromyzonten erhält sie sich in ihrer vollen Ausdehnung, und Aehnliches gilt für Amphioxus. Hier handelt es sich also um die primitivsten Verhältnisse. Bei Selachiern persistirt sie nur in der Spiralklappe, bei den Teleostiern und Ganoiden verschwindet sie ganz.

3) Man müsste denn die Vena vitello-intestinalis damit vergleichen wollen.

4) Der Nierenpfortader-Kreislauf kann den allermannigfachsten Modificationen unterliegen.

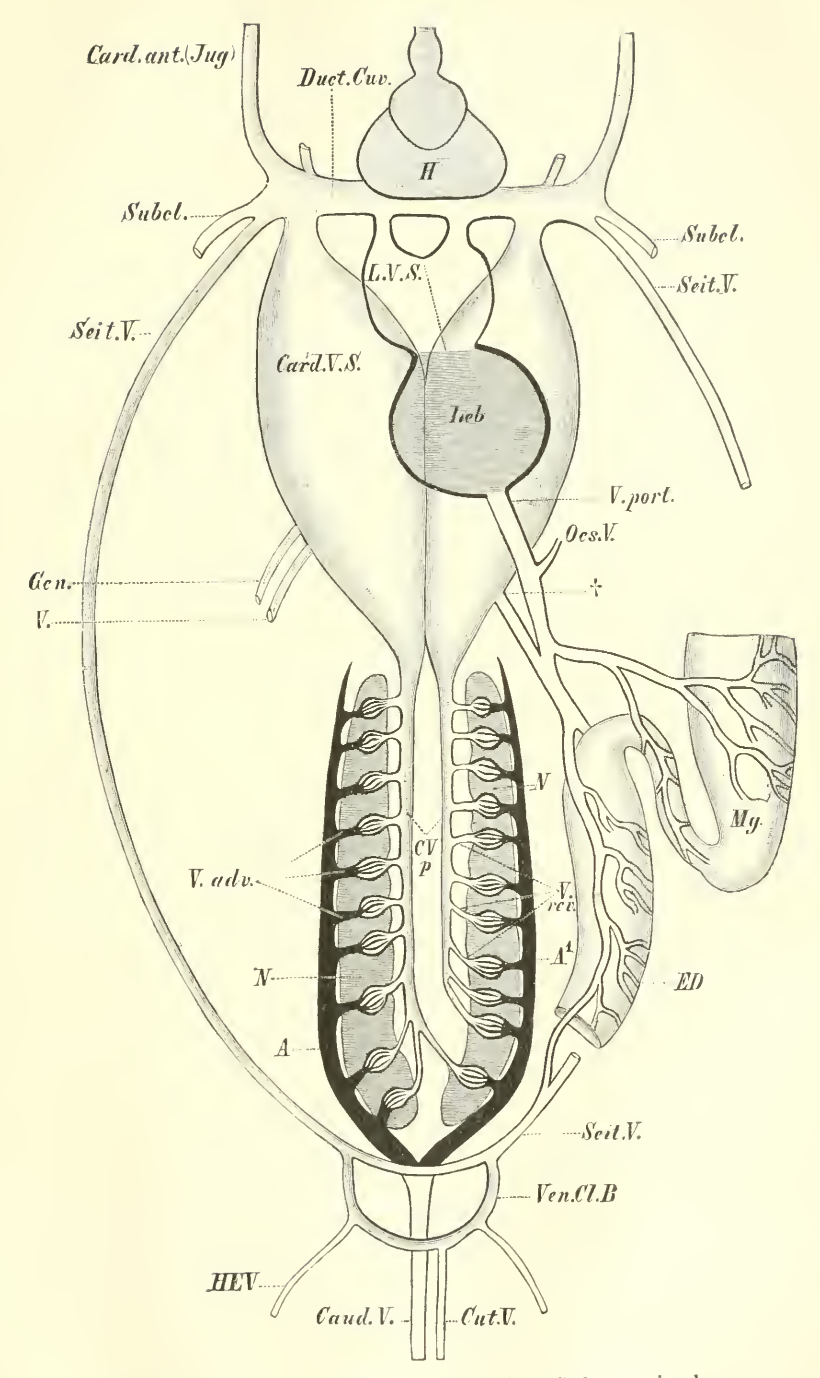


Fig. 274. Das Venensystem der Selachier. Schematisch.

H Herz, *Duct. Cuv.* Ductus Cuvieri., *Card. ant.* (*Jug*) Vena cardinalis anterior (Jugularis), *Subcl.* Vena subclavia, *Seit. V.* Seitenvene, welche aus einem im Bereich der Cloake liegenden Venen-Netz (*Ven. Cl. B*), aus einer oder mehreren Hautvenen des Schwanzes

(*Cut. V.*), aus den Venen der Leibesdecken und aus den Venen der Bauchflossen (*HEV*) hervorgeht, *Caud. V.* Caudalvene, welche sich am distalen Nieren-Ende in zwei Aeste *A*, *A*[1] spaltet. Aus diesen gehen die Venae advehentes des Nierenpfortader-Kreislaufes (*V. adv.*) hervor. *V. rev.* Venae revehentes desselben, aus welchen die rechte und linke Vena cardinalis posterior (*CV*) hervorgeht, *Card. V. S.* Cardinalvenen-Sinus. Beide Sinus stehen in der Medianlinie in Communication, *V. port.* Leberpfortader, welche theils vom Enddarm (*ED*) und Magen (*Mg*), theils vom Oesophagus (*Oes. V.*) ihr Blut bezieht. Sie steht im Bereich des Enddarmes mit einem Zweig der Seitenvene in Verbindung. Ein Theil des Blutes strömt bei † in den Cardinalvenen-Sinus. In letzteren ergiessen sich auch die Genitalvenen (*Gen. V.*), *LVS* Lebervenen-Sinus, *Leb* Leber.

links vom Herzen jederseits zu einem queren Gefäss, dem **Ductus Cuvieri**, welcher in den Sinus venosus einmündet. Zuvor vereinigt sich damit auch die Vene der vorderen Extremität (Fig. 274.)

Das Blut des Tractus intestinalis strömt durch das System der **Pfortader** zum grössten Theil zur Leber, wo es sich in ähnlicher Weise auflöst und (in den Venae hepaticae) wieder sammelt, wie ich dies bereits vom Pfortader-System der Niere geschildert habe. Ueber die Entstehung des Leberpfortader-Systems s. später.

Ausser den bis jetzt geschilderten grossen venösen Bahnen existiren bei Selachiern noch die paarig angeordneten **Seitenvenen**, welche von einem im Bereich der Cloake liegenden Venennetz, aus den hinteren Extremitäten-Venen, aus einer oder mehreren Hautvenen des Schwanzes, sowie namentlich aus den Leibesdecken das Blut beziehen. Sie münden ebenfalls in den Sinus venosus.

Jene Seitenvenen sind deshalb von besonderem Interesse, weil sie in der Abdominalvene der Amphibien und der Umbilicalvene der Amnioten ihre Analoga besitzen.

Amphibien.

Was die **Amphibien** anbelangt, so ergeben sich bei einem Studium der Entwicklungsgeschichte ihres Venensystems noch viele Anklänge an Selachier-Embryonen. Später machen sich allerdings gewisse Unterschiede bemerklich, und diese beruhen vor Allem in dem Auftreten einer neuen Vene, nämlich der **V. cava inferior**.

Sie entsteht nach rückwärts, im Bereich der Urniere, aus einer Verschmelzung der betreffenden Abschnitte der Cardinalvenen. Weiter nach vorne zu ist sie als eine durchaus selbständige Bildung zu betrachten. Dabei gehen aber bei den Urodelen, und unter den einheimischen Anuren bei Bombinator, die in dieser Rumpfgegend liegenden Abschnitte der Cardinalvenen nicht etwa zu Grunde[1]), sondern persistiren als die rechts und links von der Aorta liegende **Azygos dextra** und **sinistra**. Diese Venen, die auch (Tritonen) zu einem unpaaren Gefässe verschmelzen können, beziehen das Blut aus den Leibesdecken, aus dem Spinalcanal und z. Th. auch aus den Oviducten. Sie laufen nach vorne, also kopfwärts, und münden mit den Venen der vorderen Extremität (V. subclaviae) zu einem Stamme zusammen. Dabei treten sie, was ihr Volum betrifft, hinter der Vena cava inferior, die nun eine immer grössere Rolle zu spielen be-

---

1) Bei allen übrigen einheimischen Anuren ist dies wirklich der Fall, so dass hier von der Existenz eines Azygos-Systems keine Rede sein kann. Ausnahmen sind übrigens bei Rana temporaria, Bombinator bombinus u. a. beobachtet, in welchem Fall sogar ein die Venae advehentes der Niere mit den hinteren Cardinalvenen verbindender Hauptstamm persistirte (G. B. Howes).

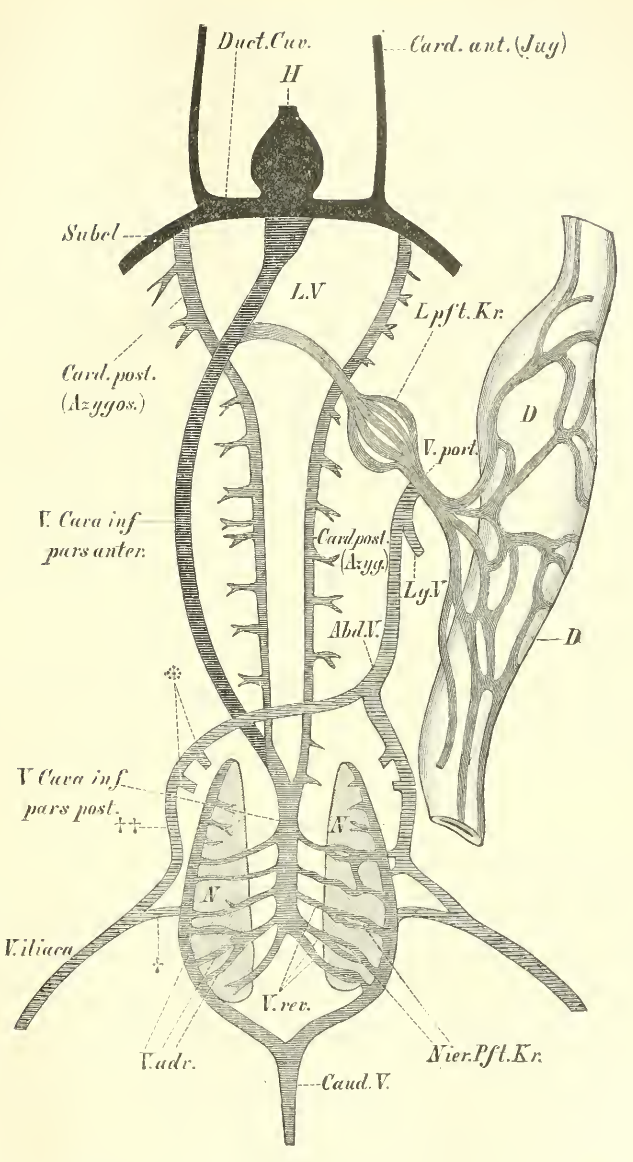


Fig. 275. Schematiche Darstellung des Venensystems von Salamandra maculosa.

Caud. V. Caudalvene, die sich am hinteren Umfang der Nieren (*N*, *N*) theilt, *V. adv.*, *V. rev.* Venae advehentes und revehentes des Nierenpfortaderkreislaufs (*Nier. Pft. Kr.*), *V. iliaca*, welche sich in einen hinteren (†) und vorderen (††) Ast theilt; ersterer tritt zur Niere, letzterer confluirt mit seinem Gegenstück zur Bildung der Abdominalvene (*Abd. V.*), letztere bezieht ihr Blut auch noch durch die Zweige * von der Cloake, der Blase und dem hinteren Abschnitt des Enddarmes. Der hintere und vordere Abschnitt der hinteren Hohlvene ist mit *V. cava inf. pars post*, und *pars anter.* bezeichnet. *Card. ant.* (*Jug*) und *Card. post.* (*Azygos*) bedeutet die vordere und hintere Cardinalvene, resp. Jugularis und Azygos. *Subcl* Subclavia, *Duct. Cuv.*, Ductus Cuvieri, *H* Herz, *D*, *D* Darm, von dem die Pfortader *V.e port.* entspringt, *Lg* Längsvene des Darmes, *Lpft. Kr.* Leberpfortader-Kreislauf, *L.V.* Lebervene.

rufen ist, stark zurück. Wenn es — und das ist in Ausnahmefällen wirklich zu beobachten — nicht zur Entwicklung jenes vorderen, selbständigen Abschnittes der hinteren Hohlvene kommt, so vermögen sie, stark heranwachsend, vicarirend für dieselbe einzutreten.

Die untere oder hintere Hohlvene der Amphibien bezieht ihr Blut aus den Nieren, aus dem Fettkörper und aus dem Geschlechtsapparat, spielt also auch physiologisch ganz die Rolle der aus den Venae revehentes der Niere hervorgehenden hinteren Cardinalvenen der Fische. Auch in der Zufuhr des venösen Nierenblutes, d. h. in der Bildung der Venae advehentes, existiren viele Uebereinstimmungen mit den Fischen. Es handelt sich dabei vor Allem um die Vena caudalis, doch kommen dazu auch noch die Venen der hinteren Extremität, die Venae iliacae. So existirt also auch bei Amphibien ein **Nierenpfortader-Kreislauf**.

Endlich ist noch der **Abdominalvene** zu gedenken, welche das Blut aus der Cloaken-, Blasen-, hinteren Enddarmgegend, sowie aus den Bauchdecken aufnimmt. Sie ist ihrer Anlage nach eigentlich paarig (vergl. auch die Fische), zieht an der ventralen Seite des Rumpfes subperitoneal nach vorne und mündet (zusammen mit einer bei Urodelen existirenden Längsvene des Darmes, d. h. einem Ueberbleibsel der Vena omphalomesenterica, die vielleicht als letzter Rest der Subintestinalvene der Fische zu betrachten ist) an der concaven (dorsalen) Leberfläche in die Pfortader.

Im Uebrigen — und ich habe dabei namentlich die vom Kopf und Hals her kommenden venösen Ströme, sowie das Pfortadersystem des Darmes resp. der Leber im Auge — ist bei den Amphibien im Vergleich mit dem venösen System der Fische nichts Nennenswerthes zu melden (vergl. Fig. 274 und 275).

Amnioten.

Bei den **Amnioten** entstehen von allen Körpervenen zuerst die vorderen Cardinalvenen, und unmittelbar darauf folgen die hinteren nach. Wie bei den Anamnia, so vereinigen sich auch hier in fötaler Zeit beide Venenpaare in der Höhe des Herzens zu den anfangs querliegenden Ductus Cuvieri (vergl. Fig. 274, 275).

Die rasch kräftig heranwachsenden Venae cardinales posteriores verlaufen, wie überall, zu beiden Seiten der Aorta und beziehen ihr Blut vorzugsweise aus der Urniere. Später ergiesst sich auch immer mehr das Blut des Rumpfes in dieselben und mit dem Erscheinen der Extremitätenanlagen werden sie noch durch weitere Zweige aus diesen verstärkt. Was die hintere Extremität anbelangt, so handelt es sich zunächst um die V. hypogastrica[1]). Erst später tritt noch die V. iliaca hinzu, wodurch das Wurzelgebiet der hinteren Cardinalvene noch eine weitere Verstärkung erfährt.

Einstweilen haben die kopfwärts von der Urniere liegenden Abschnitte der hinteren Cardinalvenen eine Rückbildung erfahren, während sich von vorne her, d. h. von den in der Lebergegend zu einem gemeinsamen Stamm zusammenfliessenden Dottervenen aus,

1) Nicht nur die Vene der hinteren, sondern auch diejenige der vorderen Extremität, d. h. die V. subclavia, ergiesst sich um diese Zeit in die hinteren Cardinalvenen. So wenigstens beim Hühnchen (Hochstetter).

die Vena cava inferior entwickelt (vergl. den Leberpfortader-Kreislauf). Diese wächst immer weiter nach hinten aus und kommt zunächst in Berührung mit der Urniere, von der sie das venöse Blut empfängt und dem Herzen zuführt. Dabei bildet sich

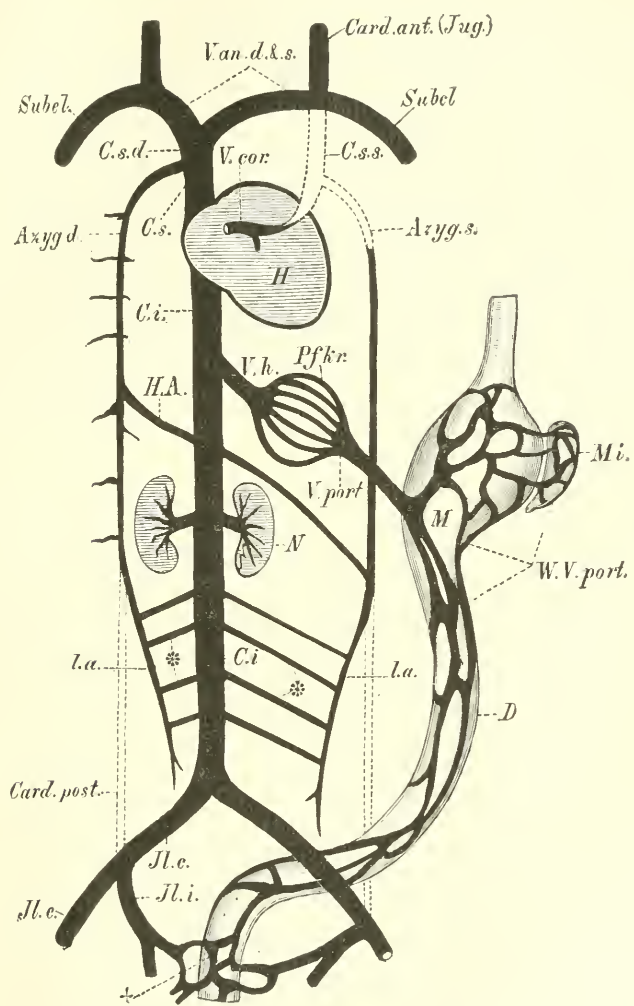


Fig. 276. Schematische Darstellung des Körpervenensystems der Säugethiere, mit Zugrundelegung der Verhältnisse beim Menschen. *H* Herz, *M* Magen, *Mi* Milz, *N* Niere, *D* Darm, *Card. ant.* (*Jug*) Vena cardinalis anterior (Jugularis), *Subcl* V. subclavia, welche mit der Jugularis jederseits zu der Vena anonyma dextra und sinistra (*V. an. d. & s.*) confluirt. *C. s. d.* V. cava superior dextra, welche die V. azygos dextra (*Azyg. d.*) aufnimmt, *C. s. s.* V. cava superior sinistra, im Schwund begriffen, wobei sich nur ihr Endstück als Vena coronaria cordis (*V. cor.*) erhält. *Azyg. s.* Stück der V. azygos sinistra, welches im Schwund begriffen ist, *HA* Hemiazygos, *Ci* V. cava inferior, *Jl. c.*, *Jl. i.*, *Jl. e.* V. iliaca communis, interna und ext. † Enddarm, an welchem das Portal- und Cava-System in Verbindung stehen, ** Venae lumbales, welche die Verbindung zwischen dem Cavasystem und einem erst secundär entstandenen Längsgefäss, der Vena lumbalis ascendens (*l. a.*), vermitteln. Letztere erinnert an die Vena vertebralis posterior der Reptilien; lateralwärts davon liegt die schwindende Vena cardinalis posterior (*Card. post.*), *W. V. port.* Wurzelgebiet der Vena portarum (*V. port.*), *Pfkr.* Pfortaderkreislauf der Leber, *V. h.* Vena hepatica.

innerhalb der Urnieren ein Venennetz, welches dem Blut aus den hinteren Cardinalvenen den Abfluss gegen die V. cava inferior hin gestattet, kurz es entwickelt sich auch bei Amnioten (so wenigstens sicher bei den Vögeln) vorübergehend ein Pfortadersystem der Urniere. Mit dem Auftreten der definitiven Niere geht letzteres eine Rückbildung ein und das Blut des Beckens und der hinteren Extremität strömt auf dem Wege der V hypogastrica und cruralis in die V. iliaca communis, welch letztere von beiden Seiten her in die V. cava inferior einmündet.

In Folge des Schwundes der Urniere erfahren die Cardinalvenen, wie oben schon angedeutet, auf eine gewisse Strecke eine Verödung. Wie aber ihr hinteres, zur V. cava inferior abschwenkendes Wurzelgebiet als Vena hypogastrica und cruralis resp. als Vena iliaca erhalten bleibt, so gilt das auch für ihren vorderen, kopfwärts von den Urnieren liegenden Abschnitt. Dies erstreckt sich übrigens nur auf die Säuger und nicht auf die Sauropsiden, bei welchen der betreffende Cardinalvenen-Abschnitt rückgebildet wird [1]). Hier treten neue Venen, die sogenannten **Venae vertebrales posteriores,** an ihre Stelle, und sie sind es nun, welche das venöse Blut aus den Wänden des Rumpfes und des Spinalcanales zum Herzen zurückführen.

Die Venae vertebrales posteriores, welche in morphologischer Beziehung nur von untergeordneter Bedeutung sind, zeigen in ihrem Vorkommen, sowie in ihrer Lage und Anordnung bei den einzelnen Formen eine überaus grosse Verschiedenheit, welche sich aus dem secundären Auftreten derselben erklärt. Der letzte Anstoss zu ihrer Entstehung liegt stets in der Rückbildung der Urniere und der damit in Verbindung stehenden Rückbildung des vorderen Abschnittes der hinteren Cardinalvenen, d. h. durch diesen Vorgang wird der Abfluss des venösen Blutes nicht nur der Urniere, sondern ebenso des Rumpfes und der Wirbelsäule gegen die Cardinalvenen hin erschwert. In Folge dessen bilden sich verschiedenerlei neue Bahnen, um das venöse Blut zum Herzen zu führen. Beim Frosch z. B. (und dies erfolgt nebenbei auch bei den meisten Amnioten) erweitern sich die Venen innerhalb des Wirbelkanales und leiten das Blut entweder nach rückwärts durch die Lendenvenen in die Venae renales advehentes oder durch die vordersten Intercostalvenen in die Subclavien. Es kommt also hier nicht zur Entwicklung von V. vertebrales posteriores. In andern Fällen entwickeln sich neben der Erweiterung der Venen des Wirbelcanales auch noch Längsanastomosen zwischen den einzelnen Intercostalvenen, die dann zu beiden Seiten der Wirbelsäule [bald ventral von den Rippenursprüngen (Lacerta), bald dorsal davon [Testudo)] alle zusammen die Venae vertebrales posteriores darstellen.

In gewissen Fällen kommt es auch zu Verbindungen der V. intercostales (Schlangen) resp. der hinteren Vertebralvenen mit dem Pfortadersystem.

Wenn man nun aber die besprochenen Venen der Reptilien und Vögel als Venae vertebrales ganz passend bezeichnen kann, so darf man diese Bezeichnung für die **V. azygos** und **hemiazygos** der Säuger nicht

1) Der Grad der Rückbildung der betr. Abschnitte von den hinteren Cardinalvenen ist übrigens bei verschiedenen Sauropsiden ein sehr verschiedener.

wählen. Diese beiden Venen sind nämlich, soweit sie an der vordern Fläche der Brustwirbel neben der Aorta verlaufen, sowie in ihrem Mündungsstück in die oberen Hohlvenen, wie oben schon bemerkt, Reste der hinteren Cardinalvenen. Die auch im Bereich der letzteren vorkommenden Rückbildungen sind zumeist auf die Rückbildung der linken oberen Hohlvene zurückzuführen. In Folge davon wird der Abfluss des venösen Blutes aus bestimmten Intercostalvenengebieten durch ähnliche Längsanastomosen-Bildungen vermittelt, wie sie bei den Reptilien vorkommen. Dieselben liegen aber dann nicht mehr neben der Aorta, sondern zur Seite der Wirbelkörper, ventral von den Köpfchen der Rippen, und unterscheiden sich demnach schon durch ihre Lage von den aus den Cardinalvenen hervorgegangenen Gefässabschnitten. Dazu kommen dann noch Anastomosenbildungen (gewöhnlich eine) zwischen den Cardinalvenenresten der beiden Seiten und der Anschluss einer (bei verschiedenen Formen verschieden gebildeten) Längsanastomosenkette jederseits zwischen den Lumbalvenen, welche beim Menschen als Vena lumbalis ascendens bezeichnet wird, und die an der ventralen Seite der Processus laterales der Lendenwirbel, neben deren Körpern gelagert ist. Diese paarige Vene nun, welche von manchen Autoren als Rest der hinteren Cardinalvenen aufgefasst wird, ist ein Gefäss von ganz untergeordneter Bedeutung, verdankt aber offenbar ähnlichen mechanischen Gründen ihre Entstehung, wie die Venae vertebrales posteriores der Reptilien.

Was die **oberen Hohlvenen** anbelangt, so entstehen sie im Wesentlichen aus den Cuvier'schen Gängen. Diese, welche allmählich eine schiefe, mehr nach rückwärts gerichtete Lage einnehmen, erhalten von dem sich stetig vergrössernden Kopf, Hals und der vorderen Extremität her, d. h. also durch die Vena jugularis und Subclavia, immer grössere Blutmassen, während die Zufuhr von Seiten der hinteren Cardinalvenen, für welche ja die untere Hohlvene ergänzend eingetreten ist, eine bedeutende Beschränkung erfährt.

Bei den Reptilien, Vögeln und vielen Säugern bleiben zwei obere Hohlvenen zeitlebens erhalten, bei gewissen Säugethieren aber und so auch beim Menschen kommt es zu einer theilweisen Rückbildung der linken oberen Hohlvene. Eingeleitet wird dieselbe dadurch, dass von letzterer eine quere Anastomose zur rechten oberen Hohlvene herüberwächst, wodurch diese an Ausdehnung gewinnt, während links eine allmähliche Verödung eintritt. Schliesslich erhält sich von der linken oberen Hohlvene nur noch ihr in die Kranzfurche des Herzens eingeschlossener Endabschnitt. Dieser nimmt das venöse Blut des Herzens auf und persistirt als **Vena coronaria cordis** (Fig. 276). Dieser Rückbildungsprocess hat, wie oben schon angedeutet, einen zweiten im Bereich des vorderen Abschnittes der linken Azygos zur Folge; sie verödet an jener Stelle und ihr Blut fliesst nun durch eine secundär entstandene Queranastomose zur rechten Azygos. Die linke heisst von nun an Hemiazygos (Fig. 276).

Zum Schluss noch ein Wort über den schon öfter erwähnten **Leberpfortaderkreislauf**.

Die ersten auftretenden Venen sind bei allen Amnioten die **Dottervenen** oder **Venae omphalo-mesentericae**. Sie sammeln das Blut aus dem Gefässhof des Dotters und führen es in zwei mächtigen, zu beiden Seiten der Darmrinne verlaufenden Gefässen kopfwärts. Hinter dem Herzen, ventral vom Darm, vereinigen sich beide zu einem gemein-

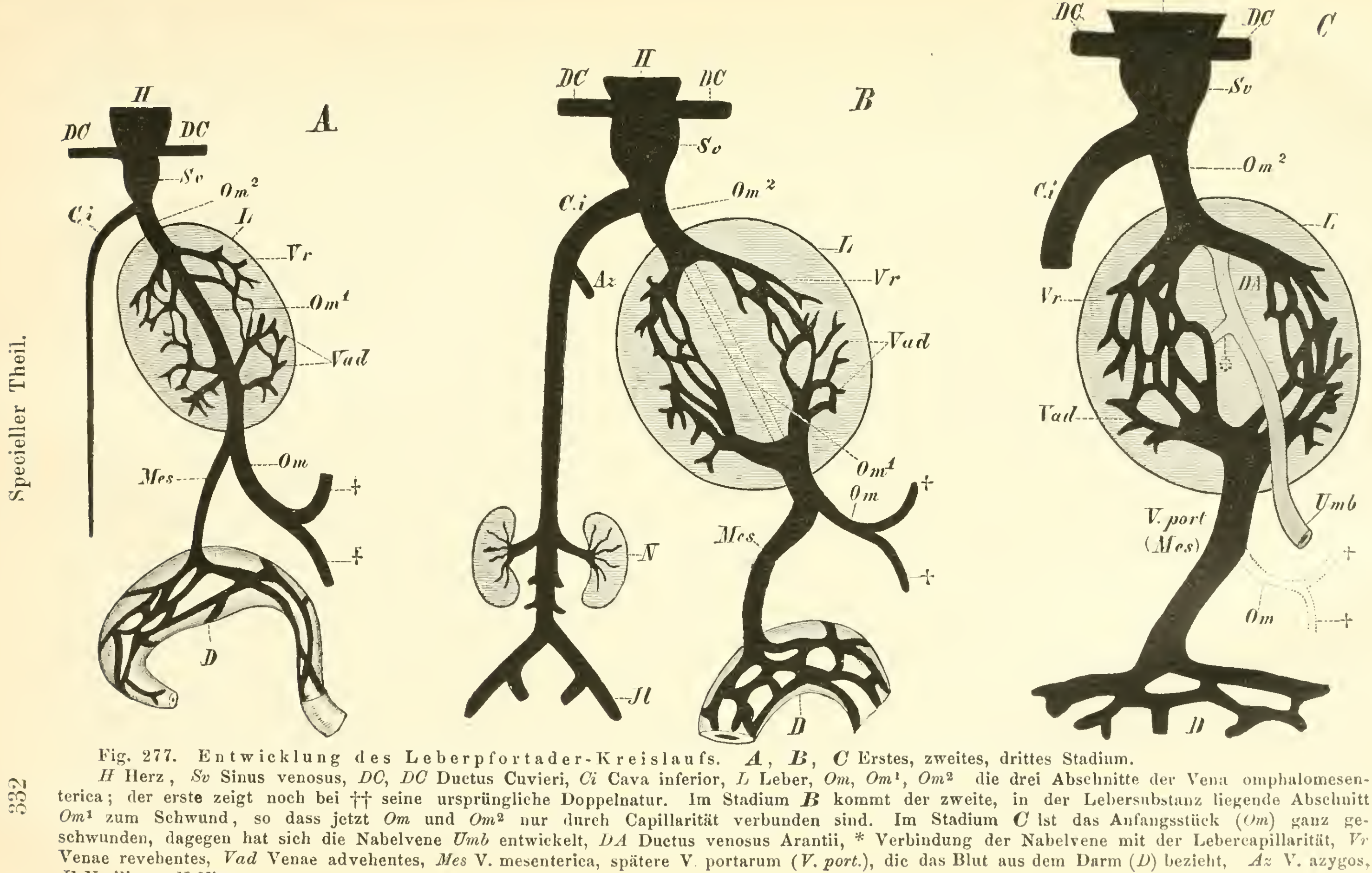


Fig. 277. Entwicklung des Leberpfortader-Kreislaufs. **A**, **B**, **C** Erstes, zweites, drittes Stadium.

H Herz, *Sv* Sinus venosus, *DC*, *DC* Ductus Cuvieri, *Ci* Cava inferior, *L* Leber, *Om*, Om^1, Om^2 die drei Abschnitte der Vena omphalomesenterica; der erste zeigt noch bei †† seine ursprüngliche Doppelnatur. Im Stadium **B** kommt der zweite, in der Lebersubstanz liegende Abschnitt Om^1 zum Schwund, so dass jetzt *Om* und Om^2 nur durch Capillarität verbunden sind. Im Stadium **C** ist das Anfangsstück (*Om*) ganz geschwunden, dagegen hat sich die Nabelvene *Umb* entwickelt, *DA* Ductus venosus Arantii, * Verbindung der Nabelvene mit der Lebercapillarität, *Vr* Venae revehentes, *Vad* Venae advehentes, *Mes* V. mesenterica, spätere V. portarum (*V. port.*), die das Blut aus dem Darm (*D*) bezieht, *Az* V. azygos, *Jl* V. iliaca, *N* Niere.

samen Stamm und dieser mündet in den Sinus venosus des Herzens ein. Die vom Darm aussprossende Leber umwächst nun die vereinten Dottervenen, und diese schicken Zweige in die Lebersubstanz hinein (Venae advehentes); andererseits nehmen sie aus derselben venöse Bahnen (Venae revehentes) auf, aus welch letzteren sich später die **Lebervenen**, eine rechte und eine linke, bilden. Dabei geht der venöse Hauptstamm der Dottervene, soweit er innerhalb des Lebergewebes liegt, eine Rückbildung ein, bis er schliesslich ganz schwindet, so dass jetzt alles Blut der Venae omphalomesentericae auf dem Wege der Venae advehentes und revehentes die Lebercapillarität durchsetzen muss. Dasselbe gilt für die **Vena mesenterica**, welche sich unterdessen im Bereich des Darmes entwickelt hat und welche, von hier aus das venöse Blut sammelnd, das eigentliche Wurzelgebiet der Pfortader darstellt. Ihr Endstück communicirt mit demjenigen Abschnitt der vereinigten Dottervenen, welcher eben im Begriff ist, sich in die Leber einzusenken, und das aus diesem Zusammenfluss hervorgehende starke Gefäss stellt den Stamm der **Pfortader** dar.

Während nun mit dem Schwund des Dottersackes das ausserhalb der Leber liegende Gebiet der Venae omphalomesentericae immer mehr verödet und allmählich zu Grunde geht, wird das ganze System der Venae advehentes schliesslich nur noch von dem mit dem Darm immer mehr sich vergrössernden Quellgebiet der Pfortader gespeist.

Zu den bis jetzt erwähnten grossen venösen Blutbahnen tritt nun noch eine weitere, nämlich die **Vena umbilicalis**. Auch sie ist, wie die Dottervenen, bei allen Amnioten ursprünglich paarig. Die beiden Umbilicalvenen entstehen von der Allantoisanlage aus, spielen aber in der ersten Zeit ihres Bestehens fast ausschliesslich die Rolle von Bauchwand-Venen. Später erst mit dem zunehmenden Wachsthum der Allantois treten sie in immer wichtigere Beziehungen zu dieser, sowie auch unter Umständen zu den Chorionzotten und der Placenta. Mit andern Worten: die Umbilicalvenen (resp. eine davon) bilden bei jenen Säugethieren, welche es zu einem Mutter- und Fruchtkuchen bringen, die wichtigen Abfuhrwege, auf welchen der Foetus das arterielle Blut seitens des mütterlichen Organismus erhält. Unter ebendenselben physiologischen Gesichtspunkt fällt der Allantois-Kreislauf der Sauropsiden, wo die Oxydation des Blutes mittelst der durch die poröse Eischale hindurchtretenden Luft erfolgt. Dabei liegt das Gefässnetz der Allantois der Eischale innig an.

Anfangs münden nun beide Umbilicalvenen direct an jener Stelle des Sinus venosus des Herzens aus, wo sich die Cuvier'schen Gänge in letzteren einsenken, später aber (auf die höchst complicirten Einzelheiten kann hier nicht näher eingegangen werden) erleidet die rechte Umbilicalvene eine Rückbildung, während sich die linke mit dem Gefässnetz der Leber in Verbindung setzt.

In Folge dessen ist nun das Umbilicalblut, bevor es zum Herzen gelangt, gezwungen, den Leberkreislauf durchzumachen. Erst ganz allmählich kommt es zur Herausbildung einer directen Verbindung zwischen der schliesslich allein noch übrig bleibenden V. umbilicalis sinistra und jenem letzten, die Venae revehentes aufnehmenden Rest der vereinigten Dottervenen. Jene directe Blutbahn ist der **Ductus venosus Arantii**, und dessen Einmündung in den Stamm der Dotter-

vene entspricht genau der Stelle, von welcher aus inzwischen schon längst die Cava inferior ihre Entstehung genommen hat. Wenn die definitiven Verhältnisse erreicht sind, so imponirt die untere Hohlvene als die Hauptbahn, in welche sich die aus dem System der Venae revehentes gebildete Vena hepatica dextra und sinistra einsenkt, während der Ductus venosus Arantii mit dem Aufhören des Allantoisresp. Placentar-Kreislaufes zu einem Bindegewebsstrang degenerirt.

Beziehungen zwischen Mutter und Frucht in der gesammten Wirbelthier-Reihe.

Es mag hier der passende Ort sein, um der Beziehungen zwischen Mutter und Frucht zu gedenken. Dabei habe ich nicht etwa nur die placentalen Säugethiere im Auge, sondern beabsichtige, den interessanten Stoff auf breiterer Grundlage zu behandeln.

I. Anamnia.

1) Selachier.

Bei gewissen lebendig gebärenden Haien, nämlich bei Mustelus laevis und Carcharias, greifen Falten und Runzeln des embryonalen Dottersackes in entsprechende Vertiefungen der Schleimhaut des Oviductes (sog. Uterus) ein. Hier wie dort ist ein grosser Blutreichthum vorhanden und dabei senken sich die eng verflochtenen Gefässe des Dottersackes derartig in die mütterliche Mucosa hinein, dass der Eindruck entsteht, als handle es sich um jene Gebilde, die wir bei den Säugethieren als Cotyledonen kennen lernen werden. Offenbar handelt es sich also hier, wenn ich mich so ausdrücken darf, um den ersten schüchternen Versuch des Jungen, bei der Mutter zu Gaste zu sein.

2) Teleostier.

Bei der lebendig gebärenden Aalmutter oder Aalquappe (Zoarces viviparus) finden sich während der Schwangerschaft im Innern des Ovariums ausserordentlich blutreiche Zotten, welche aus den entleerten Follikeln (Corpora lutea) des Eierstockes hervorgegangen sind. Sie scheiden in die Höhlung des Ovariums eine seröse, trübe, reichlich von Blut- und Lymphzellen durchsetzte Flüssigkeit aus, von welcher die zahlreichen, zu dichten Klumpen zusammengeballten Embryonen umspült werden. Letztere führen Schluckbewegungen aus und so gelangt jene Flüssigkeit in den Darm, in dessen letztem, blutreichem Abschnitt die Blutzellen verdaut werden, nachdem sie zuvor als Sauerstoffträger wahrscheinlich auch der Respiration gedient haben. Das Serum wird wohl schon vom Mitteldarm resorbirt (Stuhlmann). Ueber die Ausscheidung (regressive Producte) der Zoarces-Embryonen liegen noch keine sicheren Beobachtungen vor.

Das Ei der Cyprinodonten und Embiotocen[1]) entwickelt sich innerhalb des blutreichen Follikels; es wird also eine ausreichende Ernährung für jedes einzelne sich entwickelnde Ei durch einfache Diffusion aus dem Blut stattfinden können. Auch bei einem nahen Verwandten des Zoarces, nämlich bei Clinus, ist eine ähnliche Ernährung der Jungen in den Follikeln mit grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen, und die Zahl der viviparen Arten in der Gruppe der Blenniiden wird sicherlich bei näherer Untersuchung noch als eine grössere sich herausstellen.

Endlich ist hier noch der vivipare Anableps zu erwähnen, dessen gefässreicher Dottersack Zotten erzeugt, mittelst deren die von den erweiterten Kammerwänden des Ovariums abgeschiedene Ernährungsflüssigkeit resorbirt wird.

3) Amphibien.

Bei Salamandra atra und maculosa, sowie bei Gymnophionen liegen die grossen Kiemen der Oviductwand innig an und vermitteln so wahrscheinlich nicht allein die Athmung, sondern auch — denn sonst wäre die bedeutende Grösse der Jungen unerklärlich — nutritive Beziehungen zwischen Mutter und Frucht.

Hierher gehört auch Nototrema (Notodelphys), wo die grossen, glockenartigen Kiemensäcke den in der Rückentasche des Mutterthieres liegenden Embryo mantelartig umhüllen und zugleich auch mit der mütterlichen Haut in directe Berührung kommen (vergl. die Respirationsorgane).

Auch bei Pipa dorsigera und Rhinoderma Darwini dürfte es sich bei näherer Untersuchung um ähnliche Verhältnisse handeln.

Ferner gehört hieher die ernährende Beziehung, in welcher der sogenannte Fettkörper (vergl. das Capitel über die Geschlechtsorgane) bei Amphibien und wahrscheinlich auch bei Dipnoërn und zahlreichen Reptilien zur Geschlechtsdrüse steht. Auch hier spielen Leukocyten eine grosse Rolle und erinnern so an das von Miescher beim Salm und von W. N. Parker bei Protopterus beobachtete Verhalten.

So finden sich also bei Fischen und Amphibien, deren Eier es, abgesehen vom Dottersack, zu keinen weiteren Anhangsgebilden, d. h. zu keiner Serosa (Chorion) und zu keinem Amnion bringen, die allerverschiedensten Einrichtungen, ohne dass man von homologen Verhältnissen sprechen könnte. Bald ist es die blutreiche Schleimhaut des Oviductes oder die Innenfläche der Ovarialwand, bald handelt es sich um subcutane Lymphräume, wodurch das Mutterthier Mittel und Wege findet, zu der Brut in ernährende Beziehungen zu treten. Nirgends aber in der ganzen Reihe der Anamnia — und dies ist charakteristisch — existirt eine so innige Verbindung zwischen mütterlichem und fötalem Gefässsystem, wie sie in der Reihe der Amnioten zu Stande kommt. Bei diesen sehen wir, zumal bei den höheren Formen, die Allantois eine immer höhere Bedeutung gewinnen. Ihr Gefässnetz

---

1) Ueber die Brutpflege des Bayre, eines grossen Welses der Gattung Arius, wobei das Männchen die extrem grossen sich entwickelnden Eier im Maul mit sich herumträgt, sind weitere Nachrichten abzuwarten.

dient hier nicht nur zur Respiration, sondern führt auch zur Bildung der Blutbahnen jener Gebilde, die man als Cotyledonen und Placenta (Mutterkuchen) bezeichnet.

II. Amnioten.

1) Reptilien und Vögel.

Bei Sauriern (Trachydosaurus und Cyclodus) existiren nutritive Beziehungen zwischen der Schleimhaut des Eileiters und der den Dottersack enge umschliessenden Serosa. Bei Vögeln ist hierüber nichts Sicheres bekannt.

Die Allantois der Sauropsiden zeigt zottenartige Anhängsel, allein diese gehören, da sie zur Resorption des Eiweisses dienen, streng genommen, nicht hieher.

Zweifellos werden erneute Untersuchungen bei Sauropsiden, wie namentlich bei Reptilien, noch viele interessante Thatsachen zu Tage fördern.

2) Säugethiere.

Der Umstand, dass sich auch bei Säugethieren noch ein, wenn auch kleiner Dottersack und ein Dotterkreislauf entwickelt, beweist ihre Abstammung von Thieren, die früher, ähnlich wie die Sauropsiden, grosse dotterreiche Eier besessen haben, die also ovipar gewesen sein müssen, wie die heutigen Monotremen[1]). Erst ganz allmählich, nachdem die Säugethier-Eier ihren Dottergehalt einbüssten, erwuchs ihnen durch den langen intrauterinen Aufenthalt eine ungleich ergiebigere, unbeschränkte Nahrungsquelle seitens der Mutter, so dass es jenes Dottermateriales nicht mehr bedurfte. Es kam zu immer innigeren Beziehungen zwischen mütterlichem und fötalem Gefäss-System, allein wie ausserordentlich langsam sich dieser Process vollzog, beweist die Thatsache, dass heute noch zwei niedere Säugethierordnungen existiren, welche es noch nicht zu der eben genannten Verbindung gebracht haben; es sind dies die unter dem Namen der **Mammalia aplacentalia** (richtiger **M. achoria**) bekannten Monotremen und Marsupialier. Ihnen werden, wie öfters schon bemerkt, die übrigen Säuger als **Mammalia choriata** resp. **placentalia** gegenübergestellt. Es wird sich also zunächst um Beantwortung der Frage handeln, wie sich bei der erstgenannten Gruppe die physiologische Verbindung zwischen Mutter und Frucht gestaltet.

Beim **Monotremen-Ei**, das den übrigen Säugethier-Eiern gegenüber geradezu als monströs bezeichnet werden darf, findet eine Ernährung durch die Schalenhaut hindurch von Seiten der Uteruswand statt. So wächst es rasch bis zu einem Längsdurchmesser von 15 und einem Querdurchmesser von 13 Millim. heran, wird abgelegt und dann in den Brutbeutel gebracht, wo das Junge auskriecht (vergl. das Capitel über die Haut).

Bei **Didelphys** und **Phascolarctos cinereus** finden sich zu einer Zeit, wo die Allantois noch ganz klein ist, einfache, von den Vasa

1) Dafür spricht auch die Thatsache, dass die Monotremen und Marsupialier auch heute noch sehr grosse dotterreiche Eier produziren.

vitellina eingenommene Zotten an der Stelle der Serosa[1]), wo sie mit dem Dottersack verwachsen ist[2]).

So sehen wir also bis zu den Säugethieren hinauf physiologische Beziehungen zwischen Dottergefässen und der Mucosa uteri fortbestehen.

Sehr beachtenswerth ist der Umstand, dass die Eier aller Mammalia in sehr frühen Entwicklungsstadien, d. h. noch vor der Differenzirung des Dotter- oder Nabelbläschens, durch Uterinlymphe, d. h. durch weisse Blutzellen ernährt werden, welche die Mucosa uteri massenhaft durchwandern. Später tritt dann das reich vascularisirte Nabelbläschen in Function, und nachdem dieses seine Rolle ausgespielt hat, wachsen die Allantoisgefässe in die mit Zotten besetzte Serosa und von hier aus in die Uteruswand hinein, wo sie von dem mütterlichen Blut umspült werden.

Damit ist die letzte und höchste Etappe in der stufenweisen Entwicklung der physiologischen Beziehungen zwischen Mutter und Frucht erreicht.

Eingeleitet werden diese Verhältnisse durch die sogenannte **Placenta diffusa**, wie sie sich beim Schwein, den Tylopoden, dem Tapir, den Einhufern und Cetaceen, dem Hippopotamus, den Tragulina, Sirenia und einigen frugivoren Edentaten findet.

Bei allen diesen handelt es sich um gleichmässig über die seröse Hülle vertheilte, vascularisirte Chorionzotten von verhältnissmässig einfacher Form, so dass hierfür eigentlich der Name Placenta noch nicht passt.

Die nächst höhere Entwicklungsstufe charakterisirt sich dadurch, dass sich die Chorionzotten reicher verästeln, an Oberfläche gewinnen und an bestimmten Stellen zu sogenannten **Cotyledonen**[3]), d. h. zu mehr oder weniger zahlreichen, einzelnen, kleinen Placenten zusammenrücken. Auch die Uterusmucosa zeigt sich an den betreffenden Stellen blutreich und gewuchert, so dass man von jetzt an eine **Placenta foetalis** und **uterina** unterscheiden kann.

Eine Placenta cotyledonica besitzen die meisten Wiederkäuer, und einige davon, wie Cervus mexicanus und die Giraffe, erheischen dadurch noch ein weiteres Interesse, dass sie ein Uebergangsglied bilden, insofern ihre Placenta theilweise noch diffus, theilweise schon eine cotyledonica ist.

Bei allen Säugethieren mit Placenta diffusa und cotyledonica ziehen sich die chorialen Zotten, wenn sie auch noch so reich verästelt sind, bei der Geburt aus der Uterusschleimhaut heraus; es werden also keine Theile der Gebärmutter mit abgeworfen, d. h. es bildet sich keine sogenannte Membrana decidua. Aus diesem Grunde bezeichnet man die betreffenden Säugethiere als **Mammalia non deciduata**.

Eine weitere Stufe in der Entwicklung wird durch jene Form dargestellt, welche man als **Scheiben-** und **Gürtelplacenta** bezeichnet.

---

1) Im Uebrigen ist die Serosa glatt, zeigt also noch ein sehr primitives Verhalten.

2) Bei andern Marsupialiern existiren keine Zottenbildungen. In diesem Falle legt sich der Dottersack mit seinen Gefässen der an der betreffenden Stelle fettig degenerirenden Uterus-Schleimhaut, welche die Ernährung vermittelt, direct an.

3) Ihre Zahl schwankt bedeutend, so finden sich beim Schaf und der Kuh 60—100 beim Reh nur 5—6.

Auch hier kann man wieder eine Placenta foetalis und uterina unterscheiden, allein ihre Verbindung ist eine viel innigere als bei der früher betrachteten Form. In beiden Fällen, die eine secundäre Erwerbung darstellen, beschränkt sich der placentale Theil des Chorions auf einen verhältnissmässig kleinen Theil der Uteruswand. Es handelt sich dabei um jene Stelle, wo es zur Anlage eines Chorion frondosum kommt. Die Zotten desselben treten durch überaus feine Verästelung in so innige Beziehungen zum Uterus und durchwachsen dessen Mucosa, bis schliesslich das Loslassen von letzterem zur Unmöglichkeit wird. Deshalb muss also bei der Geburt ein grösserer oder geringerer Theil der Gebärmutter-Schleimhaut, d. h. die sogenannte Membrana decidua, ausgestossen werden. Aus diesem Grunde bezeichnet man die betreffenden Thiere als **Mammalia deciduata**. Eine Scheibenplacenta kommt den Insectivoren, Nagern, Chiropteren, Lemuren und den Primaten zu (**Mammalia discoplacentalia**), eine Gürtelplacenta, welche nur die beiden Eipole mehr oder weniger freilässt, den Carnivoren, Pinnipediern und Elefanten (**Mammalia zonoplacentalia**).

Aus allem diesem erhellt, dass die Placenta für die Classification der Thiere nur mit sehr grosser Vorsicht zu verwerthen ist, da durch dieselbe die heterogensten Typen (ich erinnere nur an die Placenta diffusa) zusammengruppirt werden.

Was das feinere histologische Verhalten der Placenta anbelangt, so kann hierauf nicht weiter eingegangen werden, nur Eines möchte ich noch betonen, nämlich den Umstand, dass die Zotten nicht frei ins mütterliche Blut hineinragen, sondern dass sie bei ihrer Vorwucherung die Wände der sinuös erweiterten mütterlichen Capillaren einstülpen und sozusagen vor sich herschieben. Sie erhalten also auf diese Weise einen aus mütterlichem Gewebe gelieferten Endothelbelag.

Wundernetze.

Darunter versteht man den plötzlichen Zerfall eines venösen oder arteriellen Gefässes in ein Büschel feiner Aeste, die unter einander anastomosirend schliesslich in ein Capillarnetz sich auflösen oder nach ihrer Auflösung wieder zu einem grösseren Gefässe confluiren. Im ersteren Fall spricht man von einem unipolaren, im letzteren von einem bipolaren Wundernetz. Handelt es sich nur um Arterien, oder nur um Venen, so hat man es mit einem Rete mirabile simplex, bei Mischung beiderlei Gefässe aber mit einem Rete mirabile duplex zu thun.

Die Wundernetze haben immer eine Verlangsamung des Blutstromes und dadurch eine Veränderung der Diffusionsverhältnisse zum Ziele. Sie finden sich äusserst zahlreich in der ganzen Wirbelthierreihe, und zwar an den allerverschiedensten Stellen des Körpers, wie z. B. in den Nieren, wo ihre soeben skizzirte physiologische Aufgabe am klarsten hervortritt; ferner an den Augenästen der Carotis interna, in der Pseudobranchie, und an den Gefässen der Schwimmblase der Fische, im Bereich der Intercostalarterien der Cetaceen, an der Pfortader etc. etc.

Lymphgefässsystem.

Bei den **Anamnia**, also bei **Fischen** [1]) und **Amphibien**, sowie bei Reptilien sind die Lymphbahnen — und das gilt namentlich für die Fische — vielfach noch nicht deutlich differenzirt, sondern z. gr. Th. an die grossen Blutbahnen resp. an den Bulbus arteriosus und den Herzventrikel geknüpft, d. h. sie bilden im letzteren Falle, im adventitiellen Gewebe liegend, Scheiden um dieselben. Ausserdem aber finden sich gleichwohl schon zahlreiche, selbständige Lymphgefässe, welche von einem Capillarnetz unter der Haut entspringen und sich in den Ligamenta intermuscularia verbreiten.

Was die sogenannten **Lymphherzen** der Fische anbelangt, so bedürfen sie noch genauerer Untersuchungen. Vortrefflich studirt sind sie bei Amphibien und Sauropsiden. Bei diesen liegen sie entweder nur am hinteren Leibesende zwischen Becken und Steissbein oder auch noch, wie z. B. bei Fröschen zwischen den Querfortsätzen des dritten und vierten Wirbels. Bei Urodelen finden sich zahlreiche Lymphherzen längs der Linea lateralis unter der Haut. Bei Reptilien sind nur hintere Lymphherzen vorhanden. Sie liegen auf der Grenze der Rumpf- und Caudalgegend auf Wirbelquerfortsätzen oder Rippen. Ihre Wand ist, der eingelagerten Muskeln wegen, rhythmischer Contractionen fähig. Bei Säugethieren ist nichts Derartiges nachzuweisen.

Ausnehmend grosse lacunäre Lymphräume finden sich unter der Haut der ungeschwänzten Amphibien, die dadurch leicht verschiebbar und vom Körper abhebbar erscheint. Diese subcutanen Lymphsäcke stehen mit den Rumpflymphsäcken des Cavum peritoneale in offener Verbindung.

Unter den letzteren spielt bei Fischen, Dipnoërn und Amphibien der subvertebrale Lymphraum eine grosse Rolle. Er umhüllt die Aorta resp. die Urogenitalorgane (Dipnoër) und steht mit dem im Gekröse liegenden (mesenterialen) Lymphraum, in welchen die Lymphgefässe des Darmes münden, in Verbindung. Bei Fischen und Dipnoërn liegt auch innerhalb des Wirbelrohres noch ein grosser lymphoider Längsstamm.

Je höher man nun in der Thierreihe emporsteigt, desto häufiger begegnet man Lymphbahnen mit selbständiger Wandung, und so unterscheidet man von den Vögeln an einen praevertebral gelagerten, grossen Längsstamm, den **Ductus thoracicus**. Dieser beginnt bei den Säugethieren in der Lendengegend häufig mit einer sinuösen Erweiterung (Cisterna chyli) und nimmt die Lymphe der hinteren Extremitäten, des Beckens, des Urogenitalsystemes und die Chylus-

1) Das Lymphgefäss-System der Fische bedarf erneuerter Untersuchungen, wie aus der trefflichen Arbeit Paul Mayer's zur Genüge hervorgeht. Nach diesem Autor, welcher sich hierin Robin und T. J. Parker anschliesst, fehlen in der Haut des Selachierkörpers constante Lymphbahnen durchaus. Stets handelt es sich hier entweder um eine Vene, eine Arterie oder eine Capillare, welche alle je nach Umständen reines Blut (rothe und weisse Körperchen mit wenig Chylus) oder Chylus oder ein Gemisch von beiden führen können. Interessant sind dabei gewisse Einrichtungen in Form von sphincterartig um die Gefässe angeordneten glatten Muskeln, welche die allgemeine Circulation vorübergehend abzuschliessen im Stande sind. Die Gefässe an den Eingeweiden, speciell am Tractus, verhalten sich ähnlich und speichern zu Zeiten den Chylus auf, während sie zu andern Verdauungsperioden Blut führen. Gesonderte Chylusgefässe sind bisher noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden. Wahrscheinlich verhalten sich die Dipnoër ebenso.

gefässe des Darmes auf. Nach vorne ergiesst er sich in die linke Vena brachio-cephalica und bei Sauropsiden auch in die rechte. In dieselbe Vene mündet von vorne her der Lymphstrom des Kopfes, des Halses und der vorderen Extremitäten.

Die Lymphgefässe der Vögel und Säuger sind, wie das venöse System, mit Klappen ausgerüstet, die ihrer Anordnung gemäss eine bestimmte Richtung des Lymphstromes garantiren und andererseits eine Rückstauung desselben verhüten.

Wie das Blut, so besteht auch die Lymphe aus zwei Bestandtheilen, nämlich aus **Flüssigkeit** (**Plasma**) und **zelligen Elementen** (**Lymphkörperchen**, **Leukocyten**). Letztere sind uns im Capitel über den Tractus intestinalis schon einmal begegnet, und ich habe dort auf ihre grosse physiologische Bedeutung hingewiesen. Wie sie nun dort von den solitären **Follikeln** und den **Peyer'schen Plaques** aus durch die Mucosa hindurch ins Darmlumen hereinwandern, so thun sie dies auch von allen übrigen Schleimhäuten, sowie von den sogenannten **Tonsillen** aus. Diese kommen, wie es scheint, nur den Säugern zu und bestehen aus einem paarigen, jederseits am Isthmus faucium, d. h. am Uebergang der Mund- in die eigentliche Rachenhöhle sowie in der letzteren selbst („Pharynxtonsille") liegenden Organ, an dem man eine bindegewebige (adenoide) Grundsubstanz mit Infiltrationen von Lymphkörperchen, welche sich zu sogenannten Follikeln ordnen, unterscheiden kann. Damit soll übrigens nicht gesagt sein, dass lymphoide Organe in der Mundhöhle der Amphibien und Sauropsiden etwa gänzlich fehlen würden. Sie sind hier von verschiedenen Autoren, wie z. B. von Holl und Killian, nachgewiesen worden.

Eine sehr ausgedehnte Rolle spielt das lymphoide Gewebe in der Leibeshöhle der Fische und Amphibien. Es findet sich hier, ganz abgesehen vom Darmcanal, in starker Anhäufung in der Umgebung der Urogenitaldrüsen, welch letztere oft ganz darin eingepackt liegen (Dipnoër). Dahin gehört auch der sogen. „Fettkörper" der Amphibien und Reptilien, sowie die lymphoiden Gewebsmassen am Störherzen. Endlich ist vielleicht auch die sogen. „Winterschlafdrüse" gewisser Nager hieherzurechnen.

Eine innigere Vereinigung solcher Follikel führt dann zu jenen Bildungen, die man als **Lymphdrüsen** bezeichnet. Sie liegen stets in den Lauf eines Lymphgefässes eingeschaltet, so dass man ein Vas afferens und efferens unterscheiden kann; wahrscheinlich treten sie erst bei Vögeln auf und finden sich namentlich bei Säugethieren, wo sie an den verschiedensten Körperstellen vorkommen, massenhaft und in den verschiedensten Grösseverhältnissen.

In allernächster Verwandtschaft zu den Lymphdrüsen steht die **Milz**, die fast sämmtlichen Wirbelthieren zukommt. Sie liegt häufig in der Nähe des Magens, doch wird sie hie und da auch an andern Stellen des Tractus intestinalis, wie z. B. am Beginne des Enddarmes (Anuren, Chelonier) getroffen.

Bei beiden Apparaten, bei den Lymphdrüsen, wie bei der Milz, handelt es sich um die Erzeugung von Lymphzellen, doch hat man bis jetzt in das eigentliche physiologische Verhalten noch keine vollkommen klare Einsicht. Bezüglich des feineren Baues muss ich auf die histologischen Lehrbücher verweisen.

Literatur.

E. V. Boas. *Vergl. dessen zahlreiche Abhandlungen über das Gefässsystem der Fische, Dipnoër und Amphibien in: Morphol. Jahrb. Bd. VI.* 1880, *Bd. VII.* 1881 *und Bd. VIII.* 1882.

Derselbe. Ueber die Arterienbogen der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. XIII. 1887.

G. B. Howes. *Note on the Azygos Veins in the Anurous Amphibia. Proc. Zool. Soc. London* 1888.

F. Hochstetter. *Beiträge zur vergl. Anat. und Entw.-Gesch. des Venensystems der Amphibien und Fische. Morphol. Jahrb. Bd. XIII.* 1888. (*Enthält zugleich ein ausführliches Literaturverzeichniss.*)

J. Y. Mackay. *The development of the Branchial Arterial Arches in Birds ect. Philos. Transact. Royal Soc. of London. Vol.* 179. 1888.

Mascagni. *Prodrome d'un ouvrage sur le système des vaisseaux lymphatiques. Sienne* 1784.

Derselbe. Vasorum lymphaticorum corporis humani historia et iconographia. Senis 1787.

F. Maurer. *Die Kiemen und ihre Gefässe bei Anuren und Urodelen Amphibien ect. Morphol. Jahrb. Bd. XIV.*

P. Mayer. *Ueber die Entwicklung des Herzens und der grossen Gefässstämme bei den Selachiern. Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. VII. Bd.* 1887.

Derselbe. Ueber Eigenthümlichkeiten in den Kreislaufsorganen der Selachier. Ebendaselbst. VIII. Bd. 1888.

J. Müller. *Ueber die Lymphherzen der Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1854.

W. Müller. *Ueber den feineren Bau der Milz. Leipzig* 1865.

T. J. Parker. *On the Blood-vessels of Mustelus antarcticus ect. Philos. Transact. of the Royal Society. Vol.* 177. 1886.

H. Rathke. *Ueber die Entwicklung der Arterien, welche bei den Säugethieren von den Bogen der Aorta ausgehen. Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1843.

J. Rückert. *Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefässstämme bei Selachierembryonen. Biol. Centralbl. Bd. VIII.* 1888.

Rusconi. *Hist. nat., développement et métamorphose de la Salamandre terrestre.* 1854.

Ph. C. Sappey. *Études sur l'appareille mucipare et sur le système lymphatique des poissons. Paris* 1880.

Ph. Stöhr. *Conus arteriosus der Selachier und Ganoiden. Morphol. Jahrb. Bd. II.* 1876.

W. Weliky. *Ueber vielzählige Lymphherzen bei Salamandra mac. und Siredon piscif. Zool. Anz. Nr. VII. Nr.* 183. 1884.

(*Vergl. auch die Lehrbücher der menschl. Anatomie.*)

I. Organe des Harn- und Geschlechtssystems.

Die erste Anlage der Urogenitalorgane sämmtlicher Wirbelthiere erfolgt im Bereich der dorsalen Körperwand, rechts und links von der Wirbelsäule. Dabei handelt es sich nicht allein um nahe gegenseitige Lageverhältnisse, sondern auch um morphologische und physiologische Beziehungen allerengster Natur. Aus diesem Grunde müssen beiderlei Organe, d. h. Harn- und Geschlechtsorgane, bei der Darstellung in einen einheitlichen Rahmen gebracht werden.

Das erste Organ, welches in die Erscheinung tritt, ist die **Vorniere (Pronephros)**, gefolgt vom **Vornierengang**. Die Vorniere entsteht aus einer Ausstülpung des Coelomepithels und steht durch eine wechselnde Zahl von trichterartigen Oeffnungen, die bei Anamnia in der Regel von Wimperepithel ausgekleidet sind, mit dem Leibesraum in Verbindung.

So ist eine primitive Harndrüse gebildet, zu welcher die Aorta durch aussprossende Gefässe (Glomerulus - Bildung) in Beziehung tritt. Was ihren Ausführungsgang, den Vornierengang, anbelangt, so ist seine erste Entstehung augenblicklich noch Gegenstand der Controverse, doch nehmen die meisten Autoren für ihn eine ektodermale Entstehung an.

Dieselbe ist nach den Untersuchungen J. W. VAN WIJHE's an Selachier-Embryonen so zu denken, dass die Vorniere bald nach ihrer Entstehung mit dem Ektoderm verschmilzt und dass in Folge einer Wucherung des Epiblast-Epithels von dieser Stelle aus der Gang derart nach rückwärts wächst, dass sein jüngstes Ende stets mit der Haut verbunden ist (Andeutung eines bei den Vorfahren der heutigen Wirbelthiere nach aussen, d. h. durch das Integument sich öffnenden Excretionscanales).

Der Vornierengang erreicht schon sehr frühe die Cloake, und indem er sich in dieselbe öffnet, ist eine Verbindung zwischen Coelom und Aussenwelt hergestellt.

Während nun die Vorniere selbst als Harndrüse bei sämmtlichen Cranioten nur eine transitorische Bedeutung hat, persistirt ihr Gang bei allen Vertebraten, geht aber zugleich hochwichtige Umbildungen ein. Diese sind eng geknüpft an das Auftreten eines zweiten, ungleich umfangreicheren Excretionssystems, das man als **Urniere (Mesonephros)** bezeichnet und das, ontogenetisch später auftretend, die allmählich schwindende Vorniere zu ersetzen berufen ist. Der Vornierengang wird zum **Urnierengang**.

Was die Urniere selbst anbelangt, so entsteht sie ganz selbständig und zeigt ursprünglich, wie z. B. bei Selachiern, eine streng segmentale Anlage. Diese beruht darauf, dass die Urnierenröhrchen den primitiven Communications-Canälchen eines Somites mit der Leibeshöhle entsprechen (Fig. 278). Wenn sich das Somit von letzterer abschnürt, so wird jene Communicationsröhre in ein Blindsäckchen umgewandelt, welches nach wie vor von der Leibeshöhle ausgeht und eine Ausstülpung derselben vortäuscht (SEDGWICK, VAN WIJHE).

Die so gebildeten Urnierenblindsäckchen brechen nun in den Vornierengang durch.

Auch in jenen Körpersegmenten, in welchen sich die Vorniere befindet, werden jene Urnierencanälchen getroffen. Daraus ergiebt sich der Schluss, dass die Ostia der Vorniere den Peritonealtrichtern der Urniere nicht homolog sein können; die Entstehung beider Organe ist ja eine verschiedene: die Vorniere entsteht als eine Ausstülpung, die Urniere nicht. Vorniere und Urniere können also nicht Differenzirungen eines ursprünglichen Excretionssystems sein mit segmental angeordneten, nach aussen mündenden Nierenröhrchen (J. W. VAN WIJHE).

Die obige Darstellung bezieht sich auf die Ergebnisse bei Selachierembryonen, und ich habe diese zum Ausgangspunkt gewählt, weil sie, wie dies ja auch für andere Organsysteme der Selachier gilt, offenbar ursprüngliche Verhältnisse darstellen. Wenn bei andern Anamnia und dann namentlich auch bei Amnioten ein andrer Entstehungsmodus der Urniere nachgewiesen werden konnte, so handelt es sich eben um eine Verwischung des ursprünglichen Verhaltens.

Eines steht aber fest, dass auch bei den Amnioten eine vom Coelomepithel aus sich entwickelnde Vorniere noch vorübergehend auftritt und dass man während ihrer Existenz auch hier noch von jenen trichterartigen Communicationsöffnungen mit der Leibeshöhle sprechen kann.

Was die Urniere der Amnioten anbelangt, so tritt ihre segmentale Anlage da und dort nicht mehr so deutlich hervor wie bei den Anamnia.

An jedem Canälchen der Urniere in seiner ursprünglichen Form handelt es sich um folgende Abschnitte: 1) um eine trichterartige, von Wimperepithel ausgekleidete Communication mit der Leibeshöhle (**Segmentaltrichter**, **Nephrostom**, Figur 278, **A** *ST*), 2) um einen arteriellen, in der sogenannten Bowman'schen Kapsel liegenden, d. h. in die Canalwand eingestülpten Gefässknäuel (**Glomerulus**); beide zusammen bilden das **Malpighi'sche Körperchen**, *M*; 3) um einen gewundenen **Drüsenschlauch** (*DS*) und 4) endlich um ein den letzteren mit dem Sammelgang in Verbindung setzendes **Endstück** (*ES*).

Somit werden bei diesem primitiven Nierensystem zwei Functionen in Betracht kommen, einmal eine Ableitung von Coelomflüssigkeit und dann vor Allem eine Ausscheidung von Stoffen der regressiven Metamorphose, wobei die Epithelien dem Blut gegenüber auswählend verfahren.

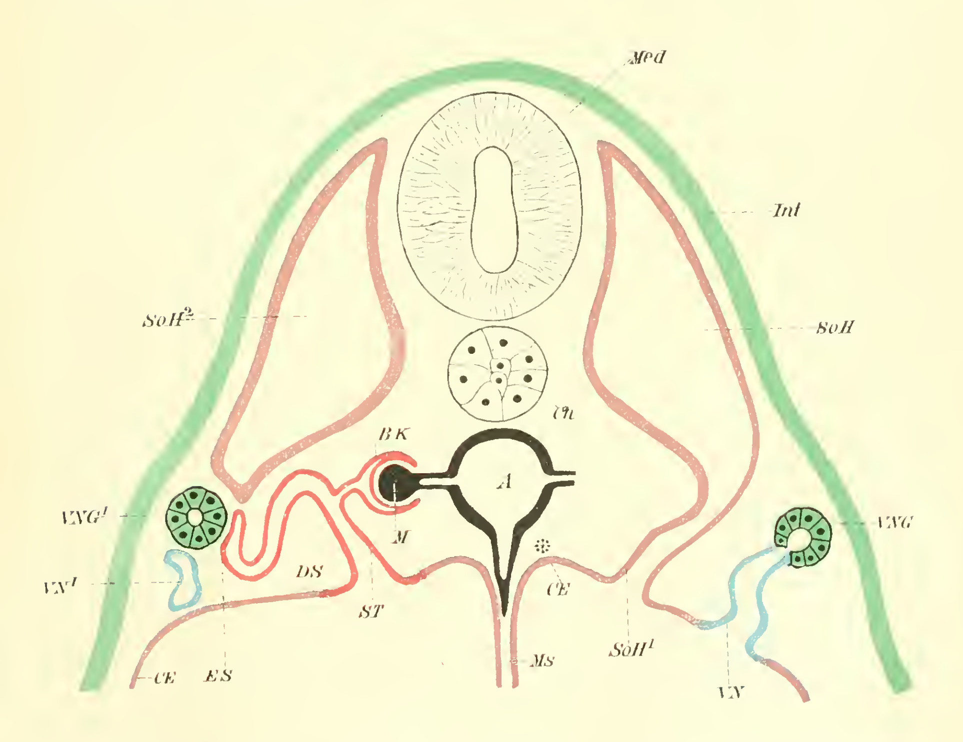


Fig. 278. Querschnitt durch den Wirbelthierkörper, mit Zugrundelegung der Verhältnisse bei den Selachiern. Schema. Die rechte Hälfte der Figur stellt frühere embryonale Verhältnisse (Stadium des Vornierensystems) dar. Links hat sich die Urniere vom Somitencanal bereits differenzirt und die Vorniere ist nahezu verschwunden.

Med Medulla spin., *Ch* Chorda, *A* Aorta, welche lateralwärts aussprosst, um das Malpighi'sche Körperchen (*M*) zu bilden, letzteres liegt in der Bowman'schen Kapsel (*BK*), ventralwärts (*) sprossen die Mesenterialarterien in das Mesenterium *MS* hinein, *CE* Coelomepithel, *ST* Segmentaltrichter der Urniere, *DS* Schlinge der Urniere, *ES* Endstück derselben, welches im Begriffe ist in den Vornierengang *VNG*¹ durchzubrechen, *VNG* Primitiver Vornierengang mit der Vorniere *VN* in offener Verbindung, *VN*¹ Vorniere im Schwund begriffen, *SoH* Somitenhöhle, durch den Gang *SoH*¹ mit dem Coelom in Verbindung stehend, *Int* Integument.

Dieses zweite Nierensystem, die Urniere, spielt bei den Anamnia die allergrösste Rolle; während es aber bei den meisten Fischen lediglich als Harnsystem bestehen bleibt, geht es bei andern (Mehrzahl der Selachier), wie auch bei allen Amphibien und Amnioten gewisse Beziehungen zum Geschlechtsapparate ein; es wird zum **Rete** — sowie zu den **Vasa efferentia testis**, ferner zum **Nebenhoden**, sowie endlich zu mehr oder weniger rudimentären Gebilden von untergeordneter Bedeutung, nämlich zum **Nebeneierstock** (Parovarium), **Paroophoron**, zu der einen **Hydatide** und **Paradidymis**. Daneben kann die Urniere als bleibendes Harnsystem noch fortbestehen (Selachier, Amphibien) oder erfährt sie als solches eine gänzliche Rückbildung (Amnioten), und in diesem Falle bildet sich dann ein drittes Nierensystem, die definitive **Niere** (**Metanephros**) zusammt dem ebenfalls neu sich bildenden **Harnleiter** (Ureter). Niere und Harnleiter nehmen ihren Ursprung vom Urnierengang, sind also, wenn auch nur indirect, auf das Epiblastepithel zurückzuführen.

Mit dem Auftreten der definitiven Niere ist somit die dritte Etappe in der Entwicklung des Excretions-Systemes der Wirbelthiere erreicht. Es ist schwer einzusehen, was den Anstoss zu ihrer Entstehung gab, und zwar um so mehr, als Amnioten (z. B. unter den Reptilien Lacerta) existiren, bei welchen die Urniere bis zum zweiten Lebensjahr ihres Besitzers neben der definitiven Niere in Function bleibt. Auch bei zahlreichen andern Sauriern (bei Uromastix und Chamaeleo z. B.) finden sich das ganze Leben hindurch mehr oder weniger ansehnliche, offenbar noch functionirende Reste der Urniere resp. des Urnierenganges (Schoof).

Darin liegen gewissermassen Uebergänge zu den Anamnia, und es müssen einst Amnioten existirt haben, bei welchem die Urniere auch das Hauptnierensystem das ganze Leben hindurch repräsentirte, während die jetzige eigentliche Niere noch höchst unvollkommen war. Später wurde dann jene für die Excretion ungenügend; die neue Niere begann die Hauptrolle zu spielen und jene wurde überflüssig (Mihalcovics).

Ich habe oben bemerkt, dass die Urniere von den Amphibien und Reptilien an in Beziehung zum Geschlechtsapparat tritt. Zugleich machte ich aber auch darauf aufmerksam, dass bei den Amphibien gleichzeitig ein gewisser Abschnitt der Urniere als Harndrüse noch bestehen bleibt.

Diese Arbeitstheilung — denn um eine solche handelt es sich hier — zieht nun den Urnierengang in Mitleidenschaft, insofern er bei den Männchen der Amphibien nicht nur als Ausführungsweg für den Harn, sondern auch als solcher für den Samen dient; kurz, er wird hier zum **Harnsamenleiter** oder **Leydig'schen Gang**. Gleichwohl aber entspricht er in dieser Form nicht mehr dem ganzen (uns bis jetzt bekannten) primären Urnierengang, sondern nur einem Theile desselben. Mit andern Worten: In Folge der schon erwähnten doppelten Function des primären Urnierenganges ist es bei Amphibien (auch die Selachier gehören schon hierher, vergl. die Anmerk.) zu einer in der Längsrichtung erfolgenden Abspaltung [1]) des-

1) Bei den Selachiern kommt es durch Auftreten einer das Lumen durchsetzenden und zugleich in proximo-distaler Richtung fortwachsenden Falte zu einer förmlichen

selben in zwei Canäle gekommen. Der eine ist der oben schon besprochene Harnsamenleiter (Leydig'scher Gang oder secundärer Urnierengang, der andere wird als **Müller'scher Gang** bezeichnet. Beim männlichen Geschlecht, auf welches er vom weiblichen vererbt zu denken ist, bleibt der Müller'sche Gang in der Regel rudimentär, während er beim Weibchen zum ausschliesslichen Geschlechtsgang wird und als solcher in einen proximalen, kopfwärts liegenden, einen mittleren und einen distalen oder caudalen Abschnitt zerfällt. Der erste wird als **Eileiter (Tuba)**, der zweite als **Fruchthälter (Uterus)**, der dritte als **Scheide (Vagina)** bezeichnet.

Auf Grund dieses Verhaltens wird bei weiblichen Amphibien und Selachiern der secundäre Urnierengang nur als Ausführungsgang der Urniere benützt.

Was nun die **Amnioten** anbelangt, so ist die Entstehung des Müller'schen Ganges noch Gegenstand der Controverse, d. h. es ist noch nicht erwiesen, ob sein caudalwärts erfolgendes Wachsthum selbständig oder unter Betheiligung des Urnierenganges erfolgt. Mag es sich nun so oder so verhalten, schliesslich erreicht der Müller'sche Gang ebenfalls die Cloake und bricht durch.

Am proximalen Ende des Müller'schen Ganges, d. h. an den Lippen des abdominalen Ostium tubae, entstehen bei den höheren Amnioten Erhebungen, Einschnitte; das sind die sogenannten **Fimbrien**. Wohl davon zu sondern ist aber die bei Säugethieren zu hoher Bedeutung gelangende Fimbria ovarica. Diese stellt nach den Untersuchungen von Mihalkovics den proximalen Theil einer Peritonealleiste dar, die bei ganz jungen menschlichen Embryonen an der medialen Seite der Urniere, von der Tubenöffnung an bis zur Leistengegend hinunterzieht und deren mittlerer Theil zur **Geschlechtsdrüse** wird, während aus den andern Theilen

Abspaltung des gesammten primitiven Urnierenganges in seiner ganzen Länge. Dies gilt übrigens nur für das weibliche Geschlecht, bei männlichen Thieren, mit Ausnahme der Chimaera, wo sie ebenfalls eine totale ist, wird jene Trennung nur angedeutet. Bei Amphibien handelt es sich bei dem Zustandekommen der zwei Canäle um eine solide, und erst secundär in der Richtung von vorne nach hinten sich höhlende Wucherung der Canalwand mit secundärem Durchbruch des Ostium abdominale tubae.

Nach den Untersuchungen Balfour's und Semper's gestalten sich die genaueren Bildungsvorgänge bei den Selachiern folgendermassen. Die bleibende Oeffnung des Müller'schen Ganges entspricht der ursprünglichen Oeffnung des Vornierenganges. Mit andern Worten: der vordere Abschnitt des Vornierenganges wird bei weiblichen Selachiern ganz in das Vorderende des Müller'schen Ganges verwandelt und erst weiter hinten kommt es zu der oben erwähnten Abspaltung. Beim Männchen fängt die Abspaltung weiter vorne an.

Die ganze Bildungsweise des Müller'schen Ganges spricht dafür, dass derselbe ursprünglich Beziehungen auch zum Coelom und nicht nur zur Geschlechtsdrüse besessen haben muss.

Nach Kollmann entsteht auch bei Amphibien der Müller'sche Gang, ganz wie bei Amnioten, unabhängig vom primären Urnierengang, d. h. als eine Ausstülpung vom Coelomepithel her. Nach Fürbringer ist das bei Salamandra nur ausnahmsweise der Fall. Vielleicht liegen hier die Uebergangsstufen zwischen der verschiedenen Bildungsweise des Müller'schen Ganges bei Anamnia und Amnioten. Weitere Untersuchungen sind abzuwarten. Bei Anuren entsteht der Müller'sche Gang erst, wenn die Larve den letzten Rest eines Schwanzes verloren hat, und zwar handelt es sich theils um eine Abspaltung vom Vornierengang, theils um eine selbständige Entstehung (Neubildung aus dem Peritonealepithel). Letzterer Entstehungsmodus spielt weitaus die Hauptrolle und dadurch ist die absolut selbständige Entstehung des Ganges bei Amnioten bereits angebahnt. Das Ostium tubae bricht erst secundär durch.

solche Peritonealfalten entstehen, in deren freiem Rand das Bindegewebe sich strangartig verdickt. Der distale Strang ist als **Hunter'sches Leitband** bekannt; der proximale ist eben die Fimbria ovarica[1]). Die nahen Beziehungen dieser Fimbrie zum Eierstock finden in ihrer eigenen Entwicklung eine Erklärung: die Fimbrie ist nämlich der proximale Theil der Geschlechtsleiste, an welcher aber die specifischen Geschlechtszellen nicht zur Entwicklung kommen.

Bei den Sauropsiden, wie bei den Anamnia, bleiben die Müller'schen Gänge stets das gange Leben hindurch getrennt und dies gilt auch noch für die niedersten Säugethiere, die Didelphen. Bei allen übrigen Mammalia aber kommt es noch in embryonaler Zeit zu einer mehr oder weniger ausgedehnten Verwachsung derselben, und zwar beginnt diese wahrscheinlich bei allen Monodelphen im oberen Drittel des sogenannten Geschlechtsstranges, bevor noch der Durchbruch in den Urogenitalsinus erfolgt ist. Ueber den Zerfall in Tuba, Uterus und Vagina gilt das oben schon Mitgetheilte.

Wie bei den Anamnia, so spielt auch bei den Amnioten der Müller'sche Gang im männlichen Geschlecht nur eine sehr untergeordnete Rolle und verliert fast jegliche physiologische Bedeutung. Während sein proximaler Abschnitt zu dem unter dem Namen der **ungestielten Morgagni'schen Hydatide** bekannten kleinen Anhängsel des Hodens wird, confluiren die distalen Enden mit einander und erzeugen ein kleines Bläschen, den sogenannten **Uterus masculinus**, der sich später in den Sinus urogenitalis öffnet. Dies trifft übrigens nur für die Säugethiere zu, da es bei den Sauropsiden im männlichen Geschlecht nie zum Durchbruch der Müller'schen Gänge in die Cloake kommt.

Was nun die späteren Schicksale des Urnierenganges oder, wie er häufig auch genannt wird, des Wolff'schen Ganges beim männlichen Geschlecht anbelangt, so bestehen sie, um gleich mit der Hauptsache zu beginnen, darin, dass derselbe ausschliesslich in den Dienst des Geschlechtsapparates tritt. Wie beim weiblichen Geschlecht der Müller'sche, so dient beim männlichen der Urnierengang zur Abfuhr der Geschlechtsproducte, kurz er wird in seinem grösseren distalen Abschnitt zum **Samenleiter (Vas deferens)**, in seiner kleineren proximalen Partie aber zum Körper und Schwanz des **Nebenhodens**.

Beim weiblichen Geschlecht erfährt der Urnierengang seiner grössten Ausdehnung nach in der Regel eine Rückbildung, jedoch kann er da und dort (gewisse Säuger) als sogenannter **Gartner'scher Gang** erhalten bleiben. Im letzteren Fall ist er in der Seitenwand des Uterus und der Vagina zu suchen, und seine Ausmündung würde auf Grund der homologen Beziehungen zwischen dem Colliculus seminalis und dem Hymen im Bereich des letzteren liegen.

Verhältnissmässig am häufigsten erhält sich das proximale Ende des Urnierenganges, das sich weiterhin am Aufbau des später zu schildernden **Nebeneierstockes (Parovarium)** betheiligt.

Ueber alle diese Verhältnisse vergl. Fig. 279 **A-H**.

---

1) Die Geschlechtsdrüse geht bei ihrem später zu schildernden Descensus aus ihrer ursprünglichen Längsrichtung bei vielen Säugern nachträglich in eine Querstellung über.

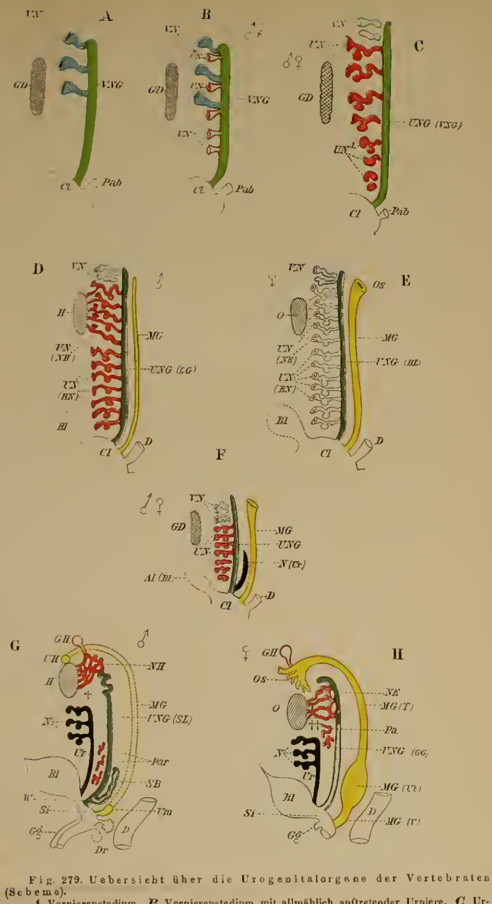


Fig. 279. Uebersicht über die Urogenitalorgane der Vertebraten (Schema).

A Vornierenstadium, *B* Vornierenstadium mit allmählich auftretender Urniere, *C* Urnierenstadium, Vorniere fast verschwunden, *D* Urogenitalapparat der männlichen —, *E* der weiblichen Amphibien, *F* Urogenitalapparat der Amnioten (Stadium der geschlechtlichen Indifferenz), *G* Urogenitalapparat der männlichen—, *H* der weiblichen Amnioten (♂ Mann, ♀ Weib).

VN Vorniere, *VNG* Vornierengang, *UN* Urniere, bei *UN*¹ noch in der Anlage begriffen, *NH*, *NE* derjenige Theil der Urniere, der zum Nebenhoden und Nebeneierstock wird, *Par*, *Pa* Rudimente der Urniere: Paradidymis und Paroophoron, † Rete et Vasa efferentia testis, †† ein diesen Gebilden homologes Netzwerk am Hilus ovarii, *GH* gestielte Hydatide (†† und *GH* stellen ebenfalls Rudimente der Urniere dar), *BN* derjenige Theil der Urniere, welcher bei Amphibien (und Selachiern) zur sogenannten Becken-Niere wird, *UNG* Urnierengang, welcher bei männlichen Amphibien (und Selachiern) zum Harnsamenleiter oder Leydig'schen Gang (*LG*), bei weiblichen zum Harnleiter (*HL*) wird. Bei den Amnioten männlichen Geschlechts wird daraus der Samenleiter (*SL*), im weiblichen Gechlecht der Gartner'sche Gang (*GG*), *SB* die aus dem Urnierengang auswachsenden Samenblasen, *W* Weber'sches Organ, *MG* Müller'scher Gang, der sich bei Säugern in die Tuba (*T*), den Uterus (*Ut*) und die Vagina (*V*) differenzirt, *Os* Ostium abdominale tubae, *UH* und *Um* ungestielte Hydatide und Uterus masculinus (Rudimente des Müller'schen Ganges), *N* die aus dem Urnierengang auswachsende definitive Niere (Metanephros) der Amnioten, sammt dem Ureter (*Ur*), *Al* Allantois aus der die Harnblase (*Bl*) hervorgeht, *Si* Sinus urogenitalis, *Gg* Geschlechtsglied, *GD* Geschlechtsdrüsen, *Cl* Cloake, *D* Enddarm, *Pab* Pori abdominales.

Das System der Vorniere ist in blauem, das der Urniere in rothem, das der definitiven Niere der Amnioten in schwarzem, das des Müller'schen Ganges in gelbem Ton gehalten. Der Vornieren- und Urnierengang ist hellgrün, der secundäre Urnierengang dunkelgrün. Die noch in indifferentem Zustand befindlichen beiden Geschlechtsdrüsen sind in verschiedener Richtung, Hoden und Ovarium dagegen einfach schraffirt.

		Anamnia.	Amnioten.
Vorniere	Mann und Weib	Legt sich bei allen, über dem Amphioxus stehenden Anamnia an, bleibt aber nirgends als bleibendes Harnsystem bestehen.	Legt sich wahrscheinlich bei sämmtlichen Amnioten noch an, erfährt aber auch hier schon in foetaler Zeit eine vollständige Rückbildung.
Vornieren-gang	Mann und Weib	Bleibt bei allen Anamnia zeitlebens bestehen, gewinnt aber secundäre Beziehungen zur Urniere und wird zum Ausführungsgang derselben.	Bleibt bei allen Amnioten zeitlebens bestehen, gewinnt secundäre Beziehungen zur Urniere und wird zum Ausführungsgang derselben.
Urniere	Mann und Weib	Fungirt bei allen über dem Amphioxus stehenden Fischen zeitlebens als Harndrüse, gewinnt aber bei Selachiern und Amphibien in ihrem vorderen (proximalen) Abschnitt (Geschlechtstheil der Urniere) Beziehungen zum Geschlechtsapparat. Der hintere (distale) Abschnitt bleibt ausschliesslich als bleibendes Harnsystem bestehen.	Verliert bei allen Amnioten, und zwar in der Regel schon in embryonaler Zeit, ihre Function als Harndrüse, verschwindet zum grossen Theil und geht mit dem Rest Beziehungen zum Geschlechtsapparat ein.
	Mann	Wird in ihrem proximalen Abschnitt zum ganzen Nebenhoden, fungirt zugleich aber noch als Urniere.	Wird in ihrem proximalen Abschnitt zum Rete und den Vasa efferentia testis, zum Kopf des Nebenhodens und vielleicht zur gestielten Morgagni'schen Hydatide, in ihrer distalen Partie wird sie zur Paradidymis (Giraldès'sches Organ).
	Weib	Wird in ihrem proximalen Abschnitt zum Nebeneierstock, was jedoch nur in topographischer Beziehung gilt. Physiologisch bleibt dieser Abschnitt noch reine Urniere.	Wird in ihrem proximalen Abschnitt zum grössten Theil des Parovariums, in seinem distalen zum Paroophoron.
Urnieren-Gang	Mann	Fungirt bei der grössten Mehrzahl der Fische nur als Ausführungsgang der Urniere. Bei Selachiern und Amphibien dient er, nachdem er durch Abspaltung des Müller'schen Ganges zum secundären Urnierengang (Leydig'schen Gang) geworden ist, als Harnsamenleiter.	Wird in seinem proximalen Abschnitt zum Körper und Schwanz des Nebenhodens, in seinem distalen zum Samenleiter (Vas deferens).
	Weib	Fungirt ausschliesslich als Ausführungsgang der Urniere d. h. als Harnleiter.	Geht in der Regel zum grössten Theil zu Grunde; der proximale Theil erhält sich als eine Art von Sammelgang zuweilen im Bereich des Nebeneierstockes. In gewissen Fällen kann er in seiner Gesammtheit als Gartner'scher Gang persistiren.
Müller'scher Gang	Mann	Verfällt in postembryonaler Zeit einer Rückbildung, bleibt aber zeitlebens in seiner ganzen Continuität deutlich erkennbar.	Wird in seinem proximalen Abschnitt zur ungestielten Morgagni'schen Hydatide, in seinem distalen zum Uterus masculinus. Ausnahmsweise erhält er sich in seiner ganzen Länge als Rathke'scher Gang.
	Weib	Wird zum gesammten Tractus genitalis.	Wird zum gesammten Tractus genitalis (Tuba, Uterus, Vagina).
Niere und Ureter	Mann und Weib	fehlt.	Entwickelt sich vom distalen Ende des Urnierenganges aus.
Hunter'sches Leitband	Mann	fehlt.	bei Säugern: Gubernaculum Hunteri (Leitband des Hodens).
	Weib	fehlt.	bei Säugern: Ligamentum ovarii proprium, welches sich durch die Uterussubstanz hindurch ins Ligamentum uteri teres fortsetzt.
Geschlechts-drüse	Mann	Hoden.	Hoden.
	Weib	Ovarium.	Ovarium.



Anfänglich münden sowohl die Geschlechtsgänge als der Darm nach hinten zu in einen gemeinsamen Hohlraum, in die sogenannte **Cloake**, ein Verhalten, welches bei sämmtlichen Sauropsiden, sowie auch noch bei den niedersten Säugethieren das ganze Leben bestehen bleibt. Bei den höheren Mammalia jedoch kommt es im Laufe der Entwicklung durch Bildung des **Mittelfleisches (Perineum)** zu einer Abspaltung jener Canalmündungen von einander, wodurch sowohl der Darm als auch der Urogenitalapparat getrennte Oeffnungen erhalten (Fig. 279 **G**, **H**). Nun erst kann man eigentlich von dem schon öfter erwähnten, eine stielartige (proximale) Verlängerung der Allantoisblase darstellenden Urogenitalsinus sprechen. An seiner Vorderwand bildet sich bei höheren Typen das **Geschlechtsglied**.

Einen **Urogenitalcanal** besitzen nur die Säugethiere; bei Vögeln verkümmert er schon in fötaler Zeit zusammt der Allantois, aus welcher er entstand. Bei diesen münden daher alle jene Gänge (Ureteren, Müller'sche — und Wolff'sche —) in die Cloake. Ein Damm kommt nicht zur Entwicklung.

Zum Schluss dieser einleitenden Bemerkungen noch ein Wort über die Entstehung des **definitiven Harnsystems** der Amnioten.

Aus der dorsalen Circumferenz des hintersten Endes vom Wolffschen Gange, kurz, ehe sich derselbe in die Cloake resp. in den Urogenitalsinus einsenkt, sprosst ein Blindsack hervor, und dies ist die erste Anlage des Harnleiters der bleibenden Niere, d. h. der **Ureter**. Dieser wuchert in der Richtung vom Becken gegen den Kopf zu in eine langgestreckte, zwischen den Somiten und dem Peritoneum gelegene Zellmasse hinein, welche hinter und theilweise auch noch dorsalwärts von den Urnieren beginnt und sich weit nach hinten erstreckt.

Ob jene Zellmasse, die Balfour mit dem Namen Metanephrosblastem bezeichnet hat, unabhängig vom Peritoneum, aus mesodermalem Gewebe sich bildet, oder ob sie aus einer zwischen Aorta und Wolff'schem Gang sich hineinerstreckenden Wucherung des Peritonealepithels hervorgeht, kann, wie es scheint, vorderhand nicht mit Sicherheit entschieden werden.

In das Metanephrosblastem eingedrungen, entsendet der Ureter an seiner medialen Seite eine Anzahl von blinden Sprossen, welche sich bald zu gabeln und in die aus dem Metanephrosblastem hervorgehenden Harncanälchen mit den Malpighi'schen Körperchen einzusenken beginnen (Fig. 279 **G**, **H** *N*). Letztere stellen also die harnbereitenden Elemente dar, während aus dem sprossenden Ureter nur die Sammelgänge hervorgehen [1]).

Der Ureter steht übrigens bei Vögeln und Säugern [2]) an seinem Hinterende (Ausgangspunkt für seine Entwicklung) nicht lange mit dem Wolff'schen Gang in Communication, sondern beide Gänge erhalten

1) Dieser Auffassung steht eine andere von Remak und Koelliker entgegen, wonach die Auswüchse aus dem Ureter sämmtliche Tubuli uriniferi und die Kapseln der Malpighi'schen Körper bilden würden, während aus dem umgebenden mesodermalen Gewebe Blutgefässe entstehen.

2) Bei Reptilien bleibt der primitive Zustand der Einmündung des Ureters in das distale Ende des Urnierenganges zeitlebens erhalten.

dadurch je eine gesonderte Ausmündung in den Urogenitalcanal, dass in die hintere Wand des letzteren das beiden anfänglich gemeinsame Endstück aufgenommen wird.

Wenn dieses geschehen ist, liegen die beiden getrennten Mündungen zuerst noch nahe bei einander, doch nimmt jetzt schon der lateralwärts gelegene Ureter eine etwas höhere Lage ein als der Wolff'sche Gang. In der Folge aber rücken die Einmündungsstellen der Ureteren immer höher an der hinteren Wand des Urogenitalcanales hinauf, bis sie an die Grenze der spindelförmig erweiterten Harnblase und dann an deren hintere Wand gelangen. Dies beruht aber nicht sowohl auf einer activen Wanderung der Ureteren, als vielmehr auf einem stärkeren Auswachsen der hinteren Allantoiswand zwischen den Einmündungsstellen der Wolff'schen Gänge einer- und der Ureteren andrerseits (MIHALCOVICS).

Nachdem sich auf die eben geschilderte Weise das bleibende Excretionssystem entwickelt hat, beziehen sich die weiteren Veränderungen im Wesentlichen auf die oben schon erwähnte Umwandlung des Wolff'schen Ganges in den Samenleiter des Männchens, aus welchem, kurz vor seiner Ausmündung, die **Samenbläschen** auswachsen, sowie auf die ebenfalls schon besprochene Rückbildung, beziehungsweise Umbildung der Urniere (Fig. 279 **G**).

Geschlechtsdrüsen.

Bei sämmtlichen Wirbelthieren entstehen die weiblichen und männlichen Generationszellen, d. h. **Ei-** und **Samenzellen**, durch eine Differenzirung des Coelomepithels. Man spricht deshalb von einem **Keimepithel**, welches von der freien Coelomfläche aus, zu beiden Seiten der Somitenanlagen, dorsalwärts in das mesodermale Gewebe hineinwuchert.

Auf einen anfangs indifferenten Zustand der Geschlechtszellen folgen bald weitere, nach beiden Geschlechtern verschiedene Wachsthumsvorgänge und dazu kommen noch gewisse Beziehungen zum Urnierensystem. Es wachsen nämlich Urnierencanälchen in die Keimdrüse herein, verflechten sich in derselben zu Netzen („Segmentalsträngen“) und umschliessen dabei (in einem späteren Entwicklungsstadium) die in Gruppen oder Nestern zusammenliegenden, noch indifferenten Geschlechtszellen, die sogenannten **Ureier**[1]).

Beim weiblichen Geschlecht, d. h. also im Ovarium, spielen jene Segmentalstränge nur eine vorübergehende Rolle und gehen wahrscheinlich später gänzlich zu Grunde. Es ist sehr unwahrscheinlich, dass sie das **Follikelepithel** bilden, denn letzteres ist auch bei den Eiern solcher Thiere in typischer Weise vorhanden, deren Segmentalstränge die Keimdrüse nachgewiesenermassen nie erreichen. Viel näher liegt der Gedanke, dass das Follikelepithel oder, wie der andere Name lautet, die Granulosazellen ebenfalls aus umgewandelten Ureiern hervorgehen. Diese umgeben eine Centralzelle, das eigentliche **Ei**. Die wesentliche

1) Die Kerne der Ureier zeigen sehr mannigfaltige (amöboide), auf einen eigenthümlichen Bewegungszustand hindeutende Formgestaltungen. Es handelt sich vielleicht um eine Wanderung derselben.

Bedeutung der Granulosazellen beruht darauf, als Nährmaterial für das Eiprotoplasma zu dienen [1]).

Indem nun die Granulosazellen immer weiter wuchern, bilden sie bald eine mehrschichtige Lage um das Urei und lassen zwischen sich einen Spaltraum entstehen, der von einer, von den Zellen abgeschiedenen Flüssigkeit, dem Liquor folliculi, erfüllt wird (Fig. 280 *S*, *Lf*).

Durch die Vermehrung des letzteren wird der Follikel immer weiter ausgedehnt, und die Granulosazellen liegen nun theils an der Peripherie (Membrana granulosa), theils springen sie, zu einem Hügel (Discus proligerus) angeordnet, weit ins Follikel-Lumen vor.

Im Innern dieses Hügels liegt wohlgeborgen das Ei mit seinem

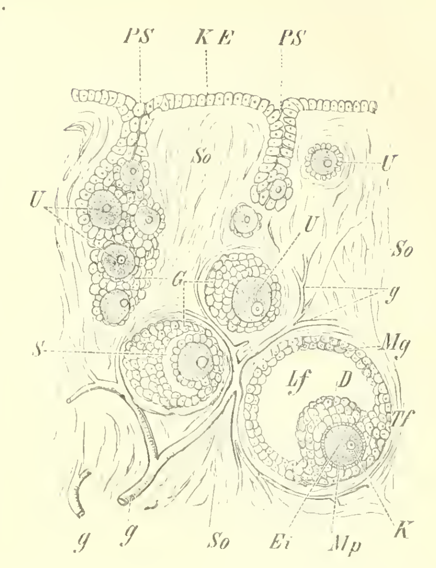


Fig. 280. Entwicklung der Graaf'schen Follikel bei Säugethieren. *KE* Keimepithel, *Ps* Sexualstränge, *So* Stroma ovarii. Letzteres ist von Gefässen *g*, *g* durchzogen, *U*, *U* Ureier, *S* Spaltraum zwischen Granulosazellen (*G*) und Urei, *Lf* Liquor folliculi, *D* Discus proligerus, *Ei* Fertiges Ei mit seinem Keimbläschen und Keimfleck *(K)*, *Mp* Membrana pellucida, *Tf* Theca folliculi, *Mg* Membrana granulosa.

Keimbläschen und Keimfleck (Fig. 280 *Ei*, *K*). Es wird von einer durch die anstossenden Discuszellen abgeschiedenen zarten Haut (Membrana pellucida s. vitellina, *Mp*) umhüllt und steht so in Anbetracht des Liquor folliculi unter sehr guten Ernährungsbedingungen. Rings um den Follikel liegt eine reich vascularisirte, aus bindegewebigen und glatten Muskelfasern bestehende Kapsel (Theca folliculi *Tf*).

Die eben beschriebenen, prall gefüllten Follikel treten, wenn sie die nöthige Reife erreicht haben, an die freie Oberfläche des Ovariums, platzen und entleeren so ihren Inhalt in die Bauchhöhle. Hier wird das Ei von dem Flüssigkeitsstrom erfasst, welcher durch die auf den Tuben-Fimbrien, zumal auf der Fimbria ovarica stehenden Flimmerzellen erzeugt wird, und gelangt so in die Tuben.

Durch das Platzen des Follikels reissen die Gefässe der Theca ein, und es entsteht ein Bluterguss in die leere Follikelhöhle. Ringsherum bildet sich ein vom Follikelepithel ausgehender Zellbelag, und indem es

---

1) Dieser Satz findet seine Bestätigung durch Beobachtungen nicht nur an den Vertretern aller Hauptgruppan der Vertebraten, sondern auch an vielen Wirbellosen. Dabei hat man übrigens nicht an eine Aufnahme der gesammten Follikelzelle als solcher zu denken; es handelt sich also nicht um eine Umformung in Protoplasma, sondern es dient jenes Zellmaterial zur Schaffung von Deutoplasma, d. h. von einem den primären Bestandtheilen der Eizelle ursprünglich fremdartigen Stoffe. Auch viele Ureier zerfallen später wieder und dienen ebenfalls als Nährmaterial der überlebenden. Damit sind aber die Nahrungsquellen des Eies noch nicht erschöpft. Es spielen nämlich hierbei auch Leukocyten eine grosse Rolle, und zwar sprechen hierfür Befunde an einer grossen Zahl von Wirbelthieren.

im weiteren Fortschreiten dieses Involutionsprocesses zur Fettablagerung kommt, entsteht ein sogenanntes Corpus luteum.

Was nun die Differenzirung der männlichen Keimdrüse, des Hodens, betrifft, so vollzieht sie sich folgendermassen:

Indem immer neue Segmentalstränge und Ureier einwuchern, bildet sich schliesslich, zumal bei Amnioten, eine mehr oder weniger compacte, für das Auge nur schwer entwirrbare Masse. Erst wenn Blutgefässe und mit ihnen reichliches Bindegewebe, die späteren Septula testis, vom Hilus her einzuwandern beginnen, werden die Stränge wieder deutlicher und zugleich löst sich der Hoden mit Ausnahme der Stelle, wo sich der Hilus, das Rete testis, die Vasa efferentia und der Nebenhoden befinden[1]), von der Urniere durch den allmählichen Schwund der verbindenden Segmentalstränge. Gleichzeitig beginnt die Bildung der Samencanälchen. Dies geschieht dadurch, dass die im Hodenparenchym liegenden, mit Ureiern erfüllten und infiltrirten Segmentalstränge, welche an der Peripherie vielfach mit einander anastomosiren, durch Auseinanderweichen ihrer beharrlich sich theilenden Zellen ein Lumen erhalten. Dabei findet ein gleichzeitiger Untergang und eine Resorption centraler Zellen statt, und wahrscheinlich handelt es sich dabei nur um zu Grunde gehende Ureier.

Die Wandung der so gebildeten Hodencanälchen wird nun durch zwei Arten von Zellen gebildet, kleinen, mehr cylindrischen (Segmentalstrang-Zellen) und grösseren, rundlichen Zellen (Ureier-Derivate). Erstere repräsentiren die sogenannten **Stützzellen** der Samencanälchen, letztere die grossen **Hodenzellen**. Beide liegen regellos durcheinander, oft mehrschichtig, und in diesem Fall liegen die Hodenzellen mehr central, gegen das Lumen zu, die Stützzellen mehr peripher. Rings um die Canälchen beginnt das Bindegewebe sich zur Membrana propria der Canälchen anzuordnen (Semon).

Was nun die **Samenbildung** betrifft, so ist sie noch keineswegs ganz aufgeklärt, allein Eines scheint keinem Zweifel mehr zu unterliegen, nämlich das, dass die Bildungsstätte der **Spermatozoën** ausschliesslich in den in die männliche Keimdrüse übernommenen Ureiern, d. h. also in den grossen rundlichen Hodenzellen stattfindet[2]). Der Beweis liegt darin, dass bei Plagiostomen, nach den Untersuchungen Semper's, die Spermatogenese nur in jenen Theilen der Hodencanälchen stattfindet, welche man als Ampullen bezeichnet. Letztere aber bilden sich nachgewiesenermassen nur aus Ureiersträngen, die sich später aushöhlen, während die Segmentalstränge nur den abführenden Theil der Hodencanälchen liefern. Dass aber durch die ganze Vertebraten-Reihe hindurch bezüglich des Ortes der Samenbildung homologe Verhältnisse walten müssen, bedarf keiner weiteren Ausführung (Semon).

1) Vergl. hierüber das von der Urniere und dem Urnierengang Mitgetheilte, sowie Fig. 279.

2) Die Bildung des männlichen Zeugungsstoffes, der Spermatozoën, erfolgt durch einen intracellulär vor sich gehenden Kerntheilungsprocess. Der sogen. Kopf entstammt stets nur dem Zellkern, der oder die schwanzartigen Anhänge wahrscheinlich dem Protoplasma. Neuere Untersuchungen haben dargethan, dass der schwanzartige Anhang kein einheitliches Gebilde darstellt, sondern dass er aus zwei Fäden besteht, wovon jeder wieder in mehrere äusserst zarte Elementarfibrillen zerfällt. Jene beiden Fäden werden durch eine Kittmasse zusammengehalten, bei Protopterus aber sind sie stets vollkommen getrennt (W. N. Parker). Dieser Nachweis einer fibrillären Structur der contractilen Spermatozoën-Geissel legt den Gedanken nahe an eine Vergleichung mit dem Bau der stärkeren Flimmercilien, wie er durch Engelmann bekannt geworden ist.

Harnorgane.

Fische.

Beim Amphioxus ist ein Harnapparat bis jetzt nicht nachgewiesen, es erscheint aber nicht unmöglich, dass gewisse modificirte Epithelstrecken des Peribranchialraumes die stickstoffhaltigen Umsetzungsproducte der Körpersubstanz an das durch die Kiemenspalten in die Bauchhöhle austretende Wasser abgeben.

Die **Cyclostomen**[1]) besitzen eine die fötale Zeit noch überdauernde Vorniere, d. h. sie findet sich auch noch bei jungen Thieren, besitzt eine Menge von Trichtern und functionirt während dieser Zeit als einzige Harndrüse. Später wird sie rudimentär und die Urniere übernimmt ihre physiologische Rolle. Beziehungen der Urniere zum Generationssystem existiren bei den Cyclostomen keine. Eier und Samen werden durch die Pori abdominales entleert.

Bei den **Teleostiern** hat die Vorniere [nach Emery soll Fierasfer eine Ausnahme machen (?)] nur eine vorübergehende Bedeutung, insofern die Urniere das bleibende Excretionsorgan darstellt. Sie liegt zwischen Wirbelsäule und Schwimmblase und stellt ein langes, schmales Band von wechselnder Ausdehnung dar. Secundäre Verwachsungen zwischen den Organen beider Seiten sind nicht selten.

Der Harnleiter ist im Sinne eines primären Urnierenganges zu deuten und kann mehr oder weniger frei, oder auch ins Nierenparenchym eingebettet liegen. Nach hinten zu fliessen die Harnleiter in der Regel zusammen und blähen sich zu einer Art von Harnblase auf, die aber selbstverständlich mit dem gleichnamigen, früher schon geschilderten Organ (Allantois) der Amphibien und Amnioten nichts zu schaffen hat. Das Endrohr der Blase mündet meistens hinter dem After, entweder getrennt für sich oder zusammen mit den Geschlechtsgängen, in einem Porus oder auf einer Papilla uro-genitalis aus.

Von einer Abgliederung des primären Urnierenganges in einen secundären Urnieren- sowie in einen Müller'schen Gang ist bei Teleostiern bis jetzt nichts nachgewiesen, wohl aber ist dies bei **Selachiern** der Fall, und dadurch zerfällt hier die Urniere in einen vorderen und hinteren Abschnitt. Ersterer setzt sich beim Männchen mit der Geschlechtsdrüse in Verbindung und entsendet seine Canälchen ohne Weiteres in den secundären Urnierengang letzterer dagegen, als reines Harnsystem persistirend, entleert sein Secret durch Vermittlung von Harnleitern in den secundären Urnierengang, wodurch dieser zugleich als Harn- und Samenleiter fungirt. Beim Weibchen steht die Geschlechtsdrüse in gar keiner Beziehung zum secundären Urnierengang, und die Eier werden durch den Müller'schen Gang entleert. (Zur genaueren Orientirung über diese Verhältnisse verweise ich auf die das Urogenitalsystem der Urodelen darstellende Figur 283 **A**, **B**).

---

1) Nach den Befunden A. Dohrn's besteht bei Ammocoetes eine Cloake, d. h. die Nierengänge münden nicht in die Peritonealhöhle, sondern in den Afterdarm. Es handelt sich also hier um eine Uro-Analspalte, während bei der Verwandlung in Petromyzon eine Anal- und eine Urogenitalspalte auftritt.

Die Niere (Urniere) besteht, wie oben schon angedeutet, in der Regel aus einem schlankeren vorderen und einem breiteren hinteren und mittleren Abschnitt. Häufig weist der eingekerbte Aussenrand auf eine ursprünglich segmentale Anlage des Organes hin und damit stimmt auch die metamere Anordnung der fötalen Nephrostomen überein. Später verwischt sich der segmentale Charakter, indem die Nierentrichter bei erwachsenen Thieren ausnahmslos in viel geringerer Zahl vorhanden sind, als die auf die Leibeshöhle entfallenden Wirbel. Dabei unterliegen sie vielen Zahl- und Grösse-Schwankungen, je nach verschiedenen Gattungen, oder sogar nach verschiedenen Individuen [1]).

Was das Harnsystem der **Ganoiden** betrifft, so scheinen hier bei Sturionen manche Anklänge an die Verhältnisse der Selachier zu bestehen, allein zur Feststellung des genaueren Thatbestandes sind noch weitere Untersuchungen nöthig. Dies gilt namentlich auch für die Dipnoër [2]) und die Knochenganoiden, bei welch letzteren wir Uebergänge zum Harnsystem der Teleostier erwarten dürfen.

Amphibien.

Die ursprünglichsten Verhältnisse treffen wir bei den Gymnophionen, wo die Nieren (Fig. 281 zwischen *Mg* und bei *Ni*) in Form eines langen. schmalen, varicösen Bandes in der Regel vom Herzen bis zum Vorderende der oft langgestreckten Cloake reichen. Bei genauerem Studium ergiebt sich, dass sie aus einzelnen, in embryonaler Zeit rein segmental (d. h. im Sinne der Gliederung der Wirbelsäule) angelegten Knäueln bestehen, an denen man je ein Malpighi'sches Körperchen, einen Peritonealtrichter oder ein Nephrostom, sowie einen Ausführungsgang unterscheiden kann (verg. Fig. 278 **A**).

Bei erwachsenen Thieren persistirt dieses Verhalten zuweilen im vordersten Nierenabschnitt, während im übrigen Organ durch secundäre Wachsthumsvorgänge später bis zu 20 Trichter in einem einzigen Leibes-Segment getroffen werden. Die Gesammtzahl der Nephrostomen in jeder Niere mag an tausend oder mehr betragen.

Was den Sammelgang, sowie die Beziehungen des ganzen übrigen Nierensystems zu den Urogenitalorganen betrifft, so stimmen die Gymnophionen mit den übrigen Amphibien principiell überein und wir dürfen hier, worauf ich schon öfters hingewiesen habe, Anknüpfungen an die Selachier erwarten.

Die Nieren der Urodelen und Anuren liegen, wie überall, dorsalwärts in der Leibeshöhle, dort mehr bandartig in die Länge gestreckt, hier mehr gedrungen, kürzer und in ihrer Ausdehnung auf die mittlere Rumpfgegend beschränkt.

Bei den Urodelen zerfallen sie stets in einen vorderen, schlankeren und in einen hinteren, compacteren Abschnitt. Letzterer wird, da er nur als Harndrüse fungirt (Fig. 283 *N*), als **Beckenniere** bezeichnet, der vordere Abschnitt dagegen stellt den Geschlechtsabschnitt der Niere oder schlechtweg die **Geschlechtsniere** vor. Dies beruht darauf, dass

1) Zeitlebens finden sich Nephrostomen bei Squatina, Acanthias, Spinox, Centrophorus, Scymnus, Hexanchus, Pristiurus, Scyllium und Chiloscyllium.

2) Bei Protopterus treten die Ausführungsgänge der Nieren in gar keine Beziehung zum Geschlechtsapparat (W. N. Parker)

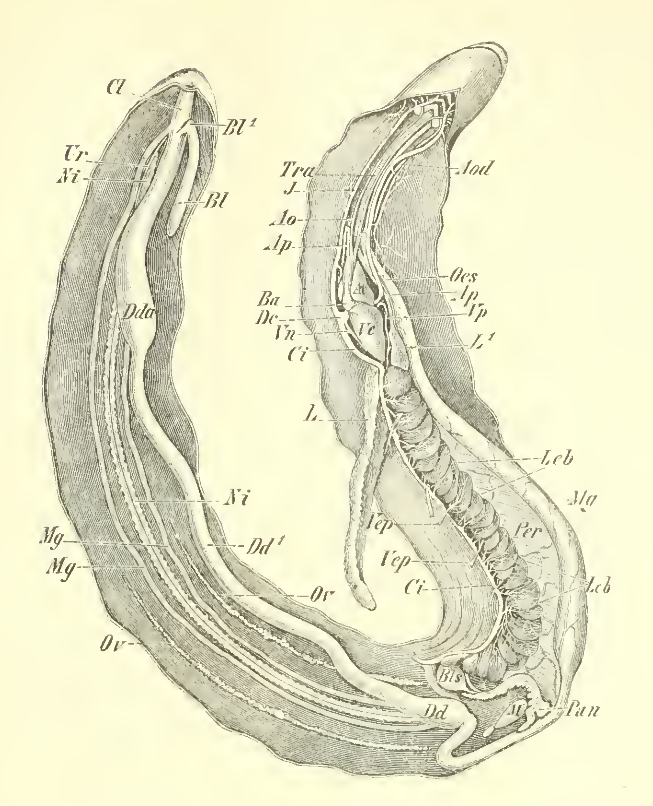


Fig. 281. Der gesammte Situs viscerum von Siphonops annulatus (♀). Die Körperdecken sind in der ventralen Mittellinie geschlitzt und nach beiden Seiten auseinandergelegt.

Tractus intestinalis: *Oes* Oesophagus, *Mg* Magen, *Dd*, *Dd*¹ Mitteldarm, *Dda* Enddarm, *Cl* Cloake, *Bl*, *Bl*¹ der vordere grössere und der hintere kleinere Zipfel der Harnblase, *Leb* Leber, *Bls* Gallenblase, *Pan* Pankreas, *M* Milz, *Per* Peritoneum (Ligamentum gastro-hepaticum).

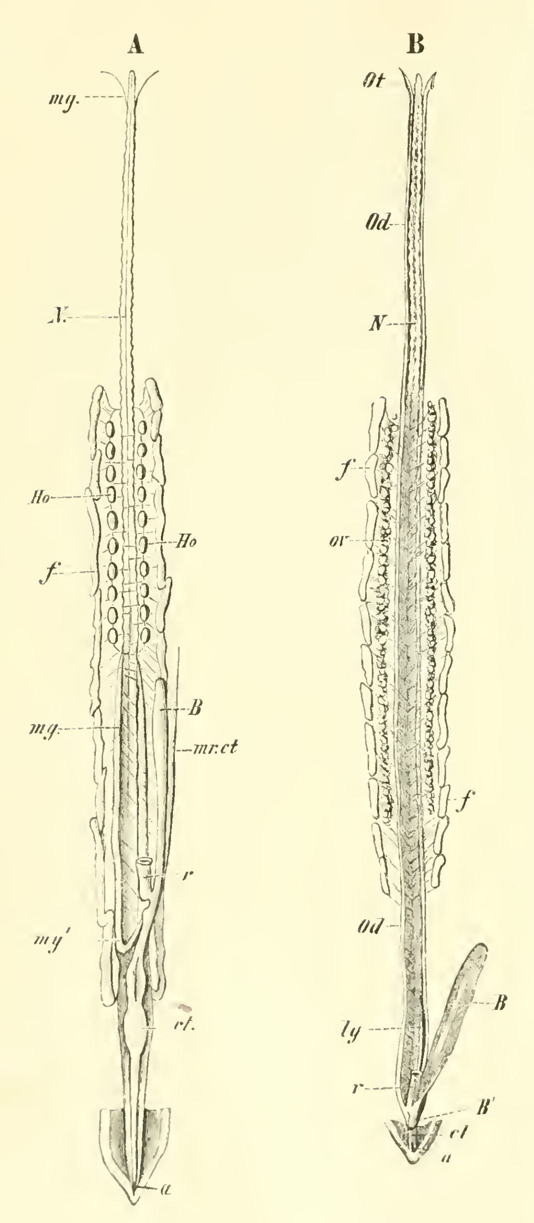
Urogenitalorgane: *Ov*, *Ov* Ovarien, *Mg*, *Mg* Müller'sche Gänge (Oviducte), *Ni*, *Ni* Niere, *Ur* Ureter.

Respirationssystem: *L* Rechte, wohl ausgebildete —, *L*¹ linke, rudimentäre Lunge, *Tra* Trachea.

Circulationssystem: *Ve* und *A* Ventrikel und Atrium des Herzens, *B* Conus arteriosus, *Ao* Aorta ascendens der rechten Seite; die der linken Seite ist nicht besonders bezeichnet, *Aod* Aorta descendens der linken Seite, *Ap Ap* Arteria pulmonalis, *Vp* Vena pulmonalis, *Vn* Vene, welche das Blut aus dem Urogenitalsystem, aus der Musculatur des Rückens und aus dem Wirbelcanal zum Herzen führt, *J* Vena jugularis, *Ci* Vena cava inferior, *Dc* Ductus Cuvieri, *Vep*, *Vep* Vena portarum.

sich vom Hoden aus samenführende Canälchen (Fig. 283 **A** *Ho Ve Ve*), sogenannte Vasa efferentia, entweder direct oder nach vorheriger Bildung eines Sammelganges (†) in das Nierenparenchym einsenken, wo sie in die Harncanälchen einmünden. Diese werden also von dem betreffenden Punkte an, so gut wie der gesammte, am Vorderende der Niere beginnende Leydig'sche Gang, der Harnsamenleiter, von Harn und Samen durchflossen werden (Fig. 283 **A** *lg*, *a*). Die

Hinterenden der beiden Gänge münden, nachdem sie bei männlichen Urodelen zuvor noch aus der Beckenniere sehr lange Sammelcanäle aufgenommen haben, bei Urodelen und Anuren jedes für sich, und auch von den Geschlechtsgängen getrennt, in die Cloake aus.



Bei Anuren ziehen die Gänge, der Lage der Niere entsprechend, auf eine grössere Strecke frei durch den Leibesraum dahin und zeigen beim männlichen Geschlecht eine während der Brunstzeit als Samen-Behälter dienende, blasenartige Erweiterung („Samenblase").

Ihrer Ausmündung gegenüber liegt die häufig zweizipfelige Harnblase, auf deren morphologische Bedeutung ich früher schon, im Capitel über den Darmcanal und über das Gefässsystem, hingewiesen habe.

Fig. 282. Das männliche (*A*) und weibliche (*B*) Urogenitalsystem von Epicrium glutinosum. Nach J. W. Spengel.

N, *N* Niere, *mg*, *mg*[1] der Müller'sche Gang des Männchens, welchem beim Weibchen der Oviduct *Od* entspricht, *Ot* Ostium tubae, *Ho* Hoden, *ov* Ovarium, *f*, *f* Fettkörper, *lg* Leydig'scher Gang, *B*, *B* Harnblase, *ct*. *cl* Cloake, die sich bei *a* nach aussen öffnet, *mr.ct* Musculus retractor cloacae, *r* Rectum.

Andeutungen einer segmentalen Anlage des Urogenital-Apparates finden sich bei Urodelen nur noch spurweise im Geschlechtsabschnitt der Niere; im Beckenabschnitt, sowie in der ganzen Niere der Anuren, welche ein mehr einheitliches, compactes oder doch nur

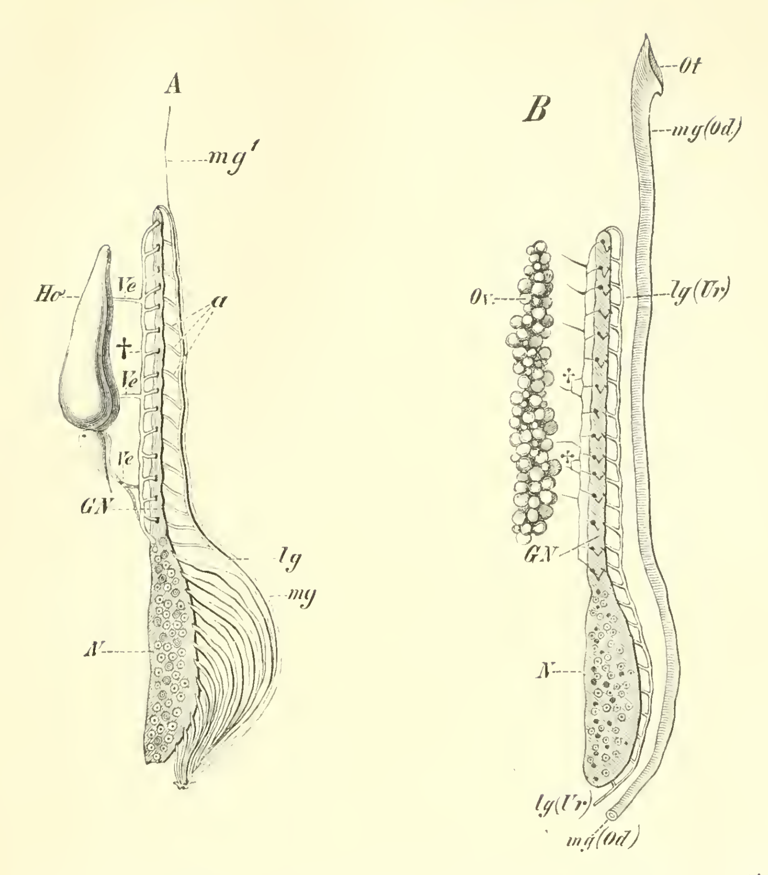


Fig. 283. Schema des Urogenitalsystems eines männlichen (**A**) und eines weiblichen (**B**) Urodelen, mit Zugrundelegung eines Präparates von Triton taeniatus. Nach J. W. SPENGEL.

Ho Hoden, *Ve Ve* Vasa efferentia desselben, welche sich in einem Sammelgang † vereinigen, *a* Ausführgänge der Harncanälchen, welche sich in den Leydig'schen Gang *lg*, *lg* (Harnsamenleiter) einsenken; letzterer fungirt beim Weibchen (Fig. **B** bei *lg*) einzig und allein als Harnleiter (*Ur*). Das System der Vasa efferentia und ihres Sammelganges (*lg*) wird hier abortiv. *mg mg*' (*Od*) Müller'scher Gang, *Ot* Ostium desselben (Ostium tubae) beim Weibchen, *GN* Geschlechtsniere (Nebenhoden des Männchens), *N* eigentliche oder sogenannte Beckenniere.

wenig gelapptes, plattes Organ darstellt, ist sie verwischt. Hier wie dort aber erhalten sich die Nephrostomen in grosser Zahl das ganze Leben hindurch an der vom Peritoneum überzogenen ventralen Nierenfläche [1]).

Bei Anuren sollen die Nephrostomen nur in der Larvenperiode mit den Harncanälchen in offener Verbindung stehen, später aber von ihnen abrücken und in die Portalvenen einmünden. Durch diese Verschiebung würde sich die Bauchhöhle der Anuren, wie diejenige der Amnioten als ein

1) Bei den Anuren liegen die Geschlechtsdrüsen medial und ventral von der Niere; kopfwärts davon sitzt ein fingerartig gelappter Fettkörper (Fig. 284, *FK* s. später).

Fig 284.

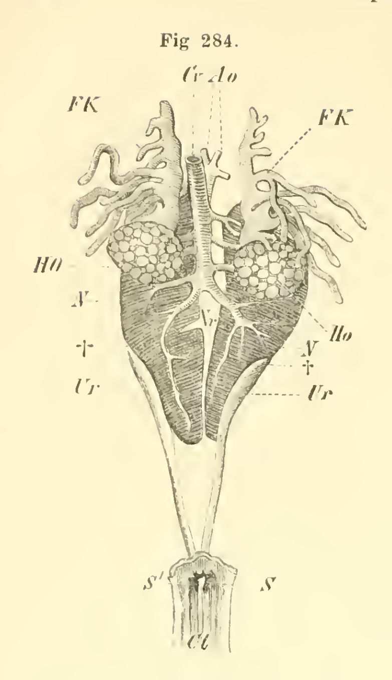


Fig. 285.

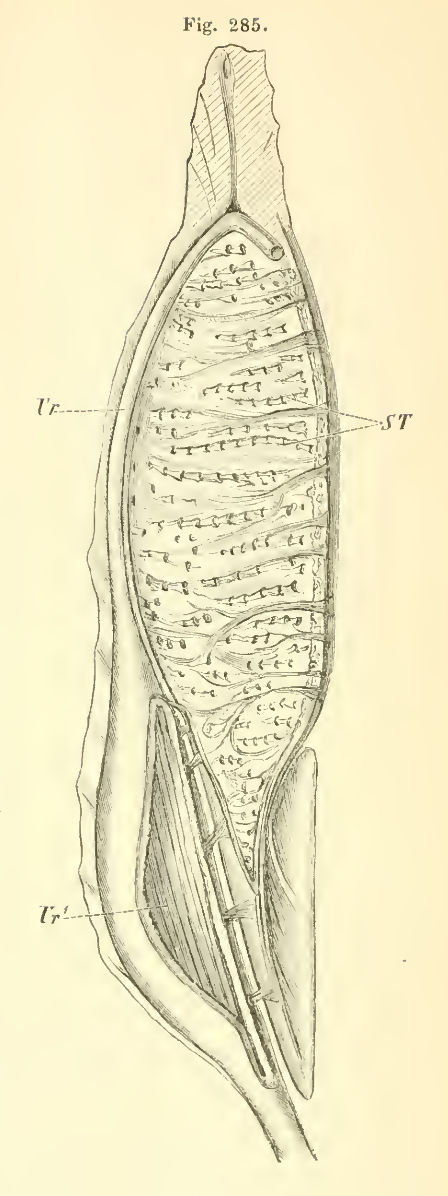


Fig. 284. Urogenitalapparat einer männlichen Rana esculenta.

N, *N* Nieren, *Ur*, *Ur* Ureteren (Leydig'sche Gänge), welche bei † am lateralen Nierenrand hervortreten, *S*, *S*¹ ihre Ausmündung in die Cloake (*Cl*), *Ho*, *Ho* Hoden, *FK*, *FK* Fettkörper, *Cv* Vena cava inferior, *Ao* Aorta, *Vr* Venae revehentes des Nierenpfortaderkreislaufes.

Fig. 285. Niere mit Nephrostomen eines männlichen Discoglossus pictus. Flächenansicht nach J. W. Spengel.

Man sieht auf der der Bauchhöhle zugekehrten, freien Fläche bei *ST* die Nephrostomen (Segmentaltrichter), *Ur* Ureter (Leydig'scher Gang), der sich bei *Ur*¹ zur sogenannten Samenblase erweitert.

Lymphraum herausstellen, insofern das vorher dem Körper verloren gehende peritoneale Transsudat nach Art der übrigen Lymphe dem Blutgefässsystem wieder zugeführt wird und so dem Organismus erhalten bleibt.

Reptilien und Vögel.

Hier, wie bei sämmtlichen übrigen Amnioten, emancipirt sich, wie früher schon erwähnt, die Urniere, soweit sie in postembryonaler Zeit sich forterhält, in der Regel gänzlich vom

excretorischen Apparat, während eine neue, jeglicher Nephrostomen entbehrende, Niere (**Metanephros**) die Rolle der Harndrüse übernimmt [1]).

Nie erreicht letztere die Ausdehnung der, wie wir wissen, bei den Anamnia oft durch die ganze Leibeshöhle sich erstreckenden Urniere, sondern sie stellt in der Regel ein kleineres, compactes oder gelapptes, meistens auf die hintere Rumpfhälfte beschränktes oder auch ganz in

Fig. 286.

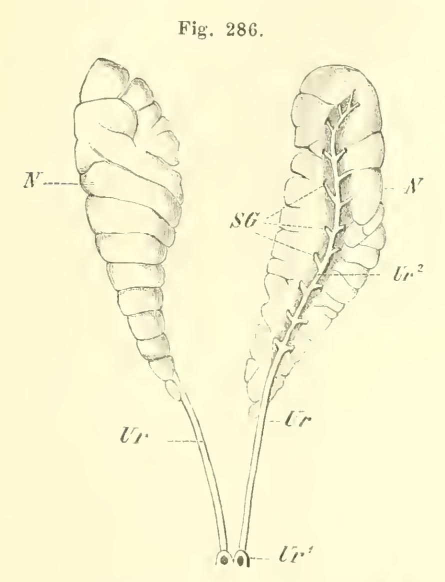


Fig. 287.

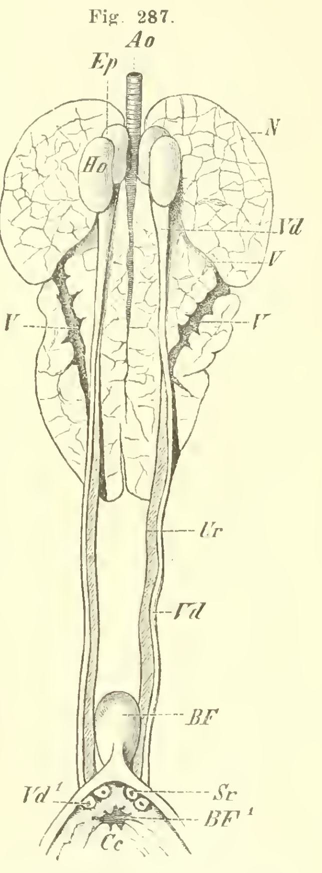


Fig. 286. Harnapparat von Monitor indicus. Die rechte Niere in natürlicher Lage, die linke um ihre Längsaxe lateralwärts gedreht, so dass der Ureter und die Sammelgänge sichtbar werden. Die Harnblase ist weggelassen. *N*, *N* Niere, *SG* Sammelgänge, welche in den Ureter Ur^2, *Ur* einmünden. Ur^1 Mündung des Ureters in die Cloake.

Fig. 287. Männlicher Urogenitalapparat von Ardea cinerea.
N Niere, *Ur* Ureter, der bei *Sr* in die Cl. (*Cc*) mündet. Letztere ist aufgeschnitten. *Ho* Hoden, *Ep* Nebenhoden (Epididymis), *Vd* Vas deferens, welches bei Vd^1 auf einer Papille in die Cloake mündet, *BF* Bursa Fabricii, welche bei BF^1 ebenfalls in die Cloake mündet. *V*, *V* Durch Venen erzeugte Furchen auf der ventralen Nierenfläche. *Ao* Aorta.

die Beckengegend gerücktes Organ dar. Letzteres gilt z. B. für die Mehrzahl der Reptilien und alle Vögel (Fig. 287 *N*); ja es kann sich das häufig verjüngte Hinterende der Niere bis in die Schwanzwurzel hinein erstrecken, so z. B. bei Lacerta, wo es zugleich an der betreffenden Stelle zu einem Zusammenfluss der Organe von beiden Seiten kommt.

Dem Gesagten zu Folge werden sich die Ureteren gar nicht mehr, oder aber mehr oder weniger weit, frei durch die Bauchhöhle er-

1) Ueber die Persistenz der Urniere bei Sauriern vergl. pag. 344.

strecken. Letzteres ist z. B. bei Crocodiliern und in noch höherem Grad bei Vögeln der Fall, wo die Niere in die Beckenhöhle förmlich eingegossen erscheint und auf ihrer Dorsalfläche das Skelet-Relief in umgekehrter Weise repetirt (Fig. 287 *Ur*). Die ventrale, abgeplattete Nierenfläche ist hier in der Regel gelappt und durch die sich einwühlenden Venen (Fig. 287 *V*, *V*) oft von sehr tief einschneidenden Furchen durchzogen und mannigfach zerklüftet; die Hinterenden beider Nieren können, ähnlich wie bei Lacertiliern, in der Mittellinie zu einer Masse zusammenfliessen.

Zwischen rechts und links herrscht durchaus nicht immer eine strenge Symmetrie, und zwar am allerwenigsten bei Schlangen, wo die reich gelappten Nieren, ähnlich wie bei fusslosen Sauriern, eine der Körperform entsprechende, lange, schmale, bandartige Form besitzen.

Eine an ihrem Scheitel mehr oder weniger tief eingekerbte und so, wie bei Amphibien, auf ihre paarige Anlage zurückweisende Harnblase kommt allen Sauriern (auch den Scinken) und Schildkröten zu. Sie entspringt von der ventralen Cloakenwand, fehlt aber den Schlangen, Crocodiliern und Vögeln.

Säuger.

Hier liegen die verhältnissmässig kleinen Nieren auf dem M. quadratus lumborum und auf den Rippen auf; sie besitzten meistens einen convexen Aussen- und einen concaven Innenrand. Dieser wird als Hilus bezeichnet, da an ihm die Blutgefässe und der Ureter ein- resp. austreten. Letzterer umschliesst mit seinem erweiterten, häufig mehrfach gespaltenen Anfangsstück, mit dem sogen. Calyx resp. mit den Calyces (Fig. 288 *Ca*) kleine, papillenartige, in den Hilus renalis vorragende Bildungen, auf welchen die Harncanälchen in wechselnder Zahl ausmünden (Fig. 288 zwischen *Pr* und *Ca*). Im weiteren Verlauf fliessen die Nierenkelche zu einem grösseren Hohlraum, dem Pelvis oder Nierenbecken, zusammen und dieses mündet in den zur Blase ziehenden Ureter aus (Fig. 288 *Pe*, *Ur*).

Die aus der Harnblase hervorgehende Urethra ist beim weiblichen Geschlecht kurz, beim männlichen dagegen, in engem Anschluss an das grössere Geschlechtsglied, zu einer langen Röhre (langer Sinus urogenitalis) ausgezogen und mit einem Schwellkörper (Corpus cavernosum) versehen.

In embryonaler Zeit stellt die Niere eine vielfach gelappte Masse dar und dieses Verhalten kann das ganze Leben bestehen bleiben (Cetaceen, Pinnipedier, Ursus, Lutra u. a.), oder es kommt zu einem mehr oder weniger vollkommenen Zusammenfluss der Lappen, wodurch das Organ ein höckeriges, maulbeerartiges oder auch ein ganz glattes, compactes Aussehen gewinnen kann (Fig. 289).

Gleichwohl ist aber in diesem Fall die ursprüngliche Sonderung in Lappen häufig noch mehr oder weniger deutlich auf dem Durchschnitt nachzuweisen. Man unterscheidet nämlich eine in keilförmigen Figuren (Fig. 288 *M*, *Pr*), d. h. in sogen. Pyramiden angeordnete Innenschicht (Substantia medullaris) und eine äussere, unter der Form der Bertini'schen Säulen zwischen die Pyramiden sich hineinziehende Rindenschicht (Substantia corticalis) (Fig. 288 *R*, *B*).

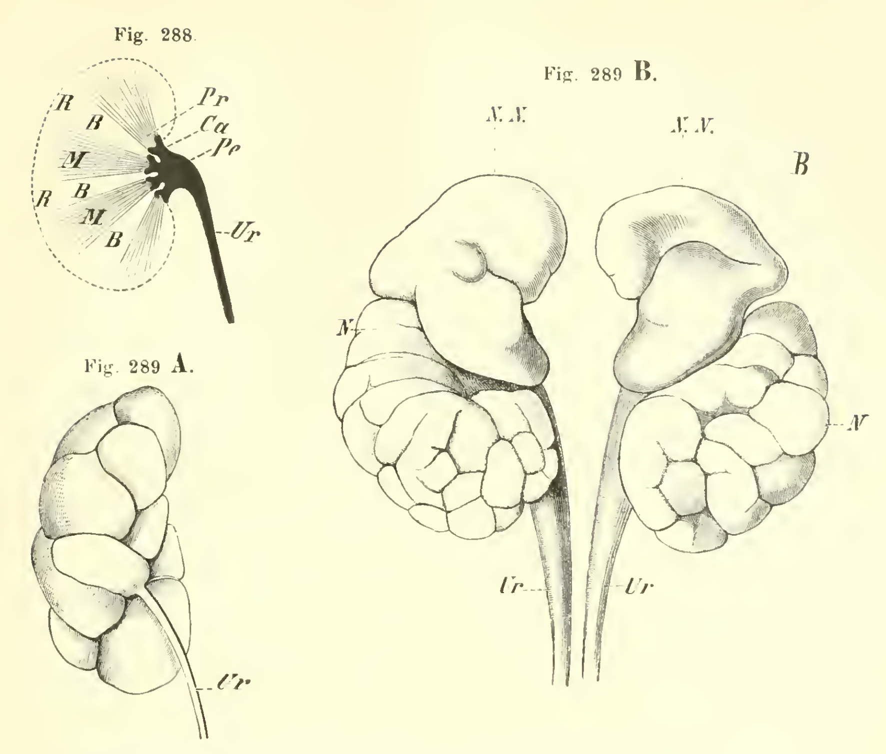


Fig. 288. Längsschnitt durch eine Säugethierniere. Schema.
R, *R* Rinden-, *M*, *M* Marksubstanz, zu den Pyramiden (*Pr*) angeordnet. Zwischen die letzteren setzt sich die Rindensubstanz in Form der Bertini'schen Säulen (*B*, *B*) hinein fort. *Ca* Calyces, *Pe* Pelvis, *Ur* Ureter.

Fig. 289. *A* Rechte Niere vom Reh. *B* Beide Nieren und Nebennieren eines menschlichen Embryos. Beide Figuren stellen das Organ von der ventralen Seite dar.
N Nieren, in Lappen zerfallend, *Ur*, *Ur* Ureteren, *N*, *N* Nebennieren.

Jene Pyramiden entsprechen nun den embryonalen Nierenlappen, doch ist dabei zu bemerken, dass mehrere Lappen zu einer Pyramide zusammenfliessen können.

Die Malpighi'schen Körperchen, sowie die gewundenen, von Blutgefässen umstrickten Harncanälchen der Säugethierniere liegen in der Rindensubstanz, die sogen. geraden Harncanäle dagegen vornehmlich in den Pyramiden, wo sie gegen die Papille hinab unter beharrlicher Anastomosenbildung immer grössere Sammelgänge erzeugen.

Bei allen Säugern laufen die Ureteren eine grössere Strecke weit frei durch die Bauchhöhle und senken sich dann in die nie fehlende Harnblase ein. Der Eintrittspunkt befindet sich stets auf der Hinterseite, entweder — und dies ist das häufigere Verhalten — unten am Fundus, oder weiter nach aufwärts gegen den Scheitel zu. Die Blase liegt bald höher im Bauchraum, bald weiter abwärts im Becken.

Die Harnblase der Säugethiere geht aus dem hinteren Abschnitt des intraabdominalen Theiles der Allantois, d. h. aus deren Stiel, dem sogenannten Urachus hervor. Der weiter nach vorne,

d. h. kopfwärts gelegene Abschnitt des Allantoisstieles wandelt sich in das sogenannte Ligamentum vesicale medium um[1]). Die Harnblase unterliegt ausserordentlich zahlreichen Formschwankungen, doch können dieselben, ihrer nur untergeordneten Bedeutung wegen, hier nicht näher berücksichtigt werden.

Geschlechtsorgane.

Fische.

Bei Amphioxus bleibt die Geschlechtsdrüse lange auf einer indifferenten Entwicklungsstufe stehen. Sie zeigt eine streng segmentale Anlage und jeder Abschnitt mündet für sich in die Peribranchialhöhle. Es braucht keines besonderen Hinweises auf die grosse Differenz, die sich hierin zwischen Amphioxus einer- und sämmtlichen Cranioten andrerseits ausspricht. Von der Peribranchialhöhle aus werden die Geschlechtsproducte durch den Mund entleert.

Die Geschlechtsdrüsen der **Cyclostomen**[2]) stellen ein langes, unpaares, an der dorsalen Darmseite durch ein peritoneales Mesoarium resp. Mesorchium suspendirtes Organ dar. Bei den übrigen Fischen gehören unpaare Geschlechtsdrüsen zu den Ausnahmen und erfordern eine sehr vorsichtige Beurtheilung (siehe unten); auch findet häufig ein asymmetrisches Verhalten zwischen rechts und links statt. Ja, es kann sogar zum vollkommenen Schwund des Organes der einen Seite kommen, so z. B. bei Ammodytes tobianus, Cobitis barbatula u. a. Ursprünglich ist wohl die Anlage der Geschlechtsdrüsen sämmtlicher Fische, wie dies ja auch bei allen übrigen Vertebraten die Regel bildet, eine paarige und die Verschmelzung eine erst secundär erworbene. Ovarien und Hoden der **Teleostier** stimmen sowohl nach Form und Lage, als auch bezüglich ihrer Ausführungsgänge fast vollkommen mit einander überein.

Der **Eierstock** der **Teleostier** bildet in der Regel einen gegen den Kopf blind geschlossenen Schlauch, auf dessen Innenwand die Eier auf längs- oder querverlaufenden Blättern entstehen und dessen Rückwärtsverlängerung die Tube ist. Die meist nur kurzen Tuben fliessen an ihrem Hinterende häufig zu einem unpaaren Canal zusammen, und dieser mündet in einem Schlitz oder auch auf einer Papille aus, welche sich zu einer Röhre („Legröhre") verlängern kann. Die „Tuben" der Teleostier

1) Ein Urachus oder Spuren eines solchen sind bei Marsupialiern nicht nachzuweisen, ebensowenig Arteriae umbilicales. Die Allantois wird hier als solche ganz in die Bauch- resp. Beckenhöhle aufgenommen, um mit dem fortschreitenden Wachsthum des Thieres absolut, aber nicht relativ, an Grösse zunehmend, zeitlebens als Harnblase zu fungiren. So bleiben hier die Arterien der Allantois (Arteriae vesicales superiores s. umbilicales) das ganze Leben hindurch in voller Ausdehnung wegsam. Zwischen der Harnblase der Placentalia und Aplacentalia besteht somit nur eine incomplete Homologie.

2) Bei allen jungen Exemplaren von Myxine weiblichen Geschlechts, bei welchen die Eier noch nicht das Reifestadium erreicht haben, zeigt die hintere Portion der Geschlechtsdrüsen eine Structur wie der Hoden, so dass man hier von einem hermaphroditischen Charakter reden kann. Die Spermatogenese ist dabei in ihrem vollen Umfang deutlich nachweisbar. Es erscheint somit, zumal in Anbetracht des Umstandes, dass die Männchen den Weibchen gegenüber ausserordentlich selten sind, bei Myxinoiden eine hermaphroditische Befruchtung nicht ausgeschlossen. Dabei ist übrigens zu bemerken, dass bei Exemplaren mit reifen, gut entwickelten Eiern in der Regel keine Hodenportion im Ovarium nachweisbar ist (CUNNINGHAM).

verdienen übrigens diesen Namen keineswegs, insofern von einer Ableitung derselben aus Müller'schen Gängen keine Rede sein kann; sie sind also Bildungen eigener Art, d. h. abgeschnürte Theile des hinteren Endes der primitiven Bauchhöhle resp. der Serosa. Geschah diese Abschnürung in embryonaler Zeit nur sehr unvollständig, so resultirten daraus die später zu erwähnenden Peritonealtrichter der Salmoniden.

Die **Hoden** der **Teleostier** stellen stets längliche, im Querschnitt runde, ovale oder dreiseitig-prismatische Körper dar, welche dorsalwärts an die Nieren, ventralwärts an den Darmcanal stossen. Der oft intensiv weisse Ausführungsgang mündet zwischen Rectum und Urethra nach aussen, nachdem er sich kurz vorher mit seinem Gegenstück zu einem unpaaren Canal vereinigt hat. Er fällt unter denselben morphologischen Gesichtspunkt, wie der Oviduct, so dass also bei Teleostiern von einem Wolff'schen Gang so wenig die Rede sein kann, wie von einem Müller'schen[1]).

Bei Cyclostomen und — unter den Teleostiern — bei weiblichen Aalen, Salmoniden, sowie bei Laemargus borealis unter den Selachiern gelangen die Geschlechtsproducte durch die Pori abdominales nach aussen.

Dieses Verhalten ist, wie die Entwicklungsgeschichte der übrigen Teleostier beweist, das primäre. Wir haben uns die Ovarien aller Fische ursprünglich als zwei rechts und links von der Wirbelsäule gelegene, am Peritoneum aufgehängte Lamellen vorzustellen, auf deren ganzer Oberfläche sich Eier erzeugten. Sie entleerten sich durch die oben schon mehrfach erwähnten Pori abdominales. Zum Zwecke einer gesicherten Hinleitung der Eier zu den Pori abdominales formirten sich Längsfurchen im Peritoneum, und indem sich letztere zu Röhren abschlossen, entstanden die Sackovarien mit ihrem damit unmittelbar zusammenhängendem Ausführungsgang, wie sie die meisten Teleostier charakterisiren (Mac Leod).

Spuren äusserer Begattungsorgane, welche als Samenbläschen oder Prostata bezeichnet werden, sind, wo sie vorkommen, den gleichnamigen Gebilden höherer Wirbelthiere ebensowenig an die Seite zu stellen, als die früher schon erwähnte sogenannte Harnblase.

Was nun die **Selachier** betrifft, so sind hier die **Ovarien** weitaus bei der grösseren Zahl paarig, und dies gilt ausnahmslos für die Oviducte, welche, im Gegensatz zu den Teleostiern, von den Ovarien immer getrennt sind. Sie beginnen weit vorne in der Rumpfhöhle, unmittelbar hinter dem Herzen, und zwar mit einem gemeinsamen Ostium abdominale. Der vordere, die sogenannte Schalendrüse einschliessende Abschnitt ist stets schlanker und enger als der hintere, welch letzterer sich zu einer Art von Uterus aufbläht, in dem sich bei den viviparen Haien der Embryo entwickelt. An seinem Hinterende fliesst er mit demjenigen der andern Seite zu einem

1) Bei Serranus wie bei Chrysophrys liegt ein wohlausgebildeter Hoden in der Wand des Eierstockes, auch ist ein Vas deferens vorhanden, welches aus langgezogenen dickwandigen Cavernen besteht und den ganzen Ovarialcanal umschliesst. Serranus befruchtet sich selbst, Chrysophrys gegenseitig. Fische mit inconstantem Hermaphroditismus, wie z. B. Gadus morrhua, Scomber scomber, Clupea harengus, leiten dann zu den gewöhnlichen Verhältnissen hinüber; man hat also gewissermassen drei Entwicklungsstufen.

unpaaren Canal zusammen, und dieser mündet etwas hinter der Oeffnung der Ureteren in die Cloake aus.

Jene Schalendrüse liefert einen das Ei umhüllenden, zu einer festen, hornartigen Masse erstarrenden Stoff. Am stärksten (biconvex) entwickelt ist sie bei den eierlegenden Selachiern, d. h. unter den Haien bei den Scyllii, unter den Rochen bei den Rajae und ebenso bei Chimaera. Die Eischale ist meist länglich- viereckig und an den vier Winkeln zu spiralig gewundenen Schnüren ausgezogen.

Bei den viviparen Haien, wo die Eischale nur dünn ist, entwickelt sich der Embryo innerhalb des Uterus. Sein Dottersack ist in der Regel frei und ohne Verbindung mit der Wand des Uterus, bei einigen jedoch, wie z. B. bei Mustelus laevis und Carcharias, ist er an eine wirkliche Placenta uterina angeheftet, und zwar so, dass seine Falten und Runzeln in entsprechende Vertiefungen der Mucosa uteri eingreifen. Dabei senken sich die engverflochtenen Gefässe des Dottersackes derartig in die Uterusschleimhaut ein, wie dies von den Cotyledonen der Wiederkäuer bekannt ist. (Vergl. das Capitel über die Beziehungen zwischen Mutter und Frucht.)

Der stets paarige, symmetrisch angeordnete **Hoden** der **Selachier** liegt, in dem Mesorchium aufgehängt, im vordersten Theile der Bauchhöhle, dorsalwärts von der Leber. Er besteht aus zahlreichen Blasen oder Kapseln, in welchen die Spermatozoën entstehen.

Die quer gerichteten Vasa efferentia verbinden sich mit den auswachsenden, vordersten Urnieren- (Nebenhoden-)Canälchen und ordnen sich zu einem Längscanal, aus dem wieder ein den Vasa efferentia an Zahl gleiches Quercanal-System entspringt.

Was den Müller'schen Gang der männlichen Haifische betrifft, so macht er einen rudimentären Eindruck. Sein Lumen ist sehr eng und oft unterbrochen.

Unter den **Ganoiden** folgt der weibliche Lepidosteus dem uns von den Teleostiern her bekannten Verhalten, während es bei den Knorpelganoiden zu einer, wenn auch unvollkommenen, Abspaltung des primitiven Urnierenganges in einen Müller'schen und einen secundären Urnierengang (Leydig'scher Gang) zu kommen scheint. Letzterer dient beim Männchen wahrscheinlich als Harnsamenleiter, beim Weibchen aber nur als Harnleiter.

Sollte sich dieses durch genauere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen bestätigen, so würden die Knorpelganoiden in ihrem Geschlechtssystem eine noch primitivere Entwicklungsrichtung einschlagen, als die Selachier.

Bei den **Dipnoërn**, so wenigstens bei Protopterus, scheint es überhaupt zu keiner Abspaltung eines Müller'schen Ganges zu kommen. Der Urnierengang fungirt hier bei beiden Geschlechtern als Ausfuhrcanal der Genitalproducte (W. N. Parker).

Ueber die Begattungsorgane der Selachier werde ich später einige Mittheilungen zu machen haben.

Amphibien.

Bei allen Amphibien zeigen die, in der Regel die Längenmitte der Leibeshöhle einnehmenden, rechts und links von der Wirbelsäule liegenden Geschlechtsdrüsen eine paarige, symmetrische

Anordnung und richten sich in ihrer Gestaltung im Allgemeinen nach der äusseren Körperform. So stellen die **Ovarien** der **Gymnophionen** (Fig. 282 **A** *Ov*) lange, schmale Bänder und die **Hoden** derselben eine lange Kette kleiner, durch einen Sammelgang (Fig. 282 **B** *Ho* und 290 *Sg*) perlschnurartig aufgereihter Einzelstückchen dar. Jedes Hodenstück besteht aus einer Reihe kugeliger Kapseln (Fig. 290 *K*), welche den Samen bereiten und ihn in den durchziehenden Sammelgang ergiessen. Aus dem zwischen je zwei Hodenstückchen frei zu Tage liegenden Abschnitte des Sammelganges entspringt ein Quercanälchen (*Q*) gegen die Niere (*N*, *N*) herüber und senkt sich in den dort verlaufenden Längscanal (*L*, *L*) ein. Dieser endlich führt den

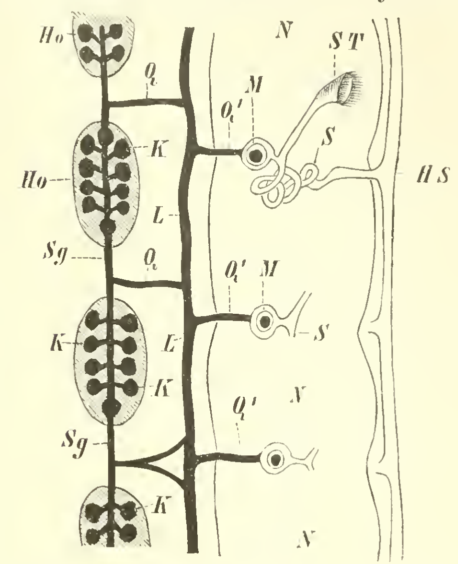


Fig. 920. Schematische Darstellung eines Abschnittes des männlichen Geschlechtsapparates der Gymnophionen.

Ho, *Ho* Hoden, *Sg* Sammelgang derselben, *K*, *K* Hodenkapseln, *Q*, *Q* austretende Quercanäle, welche sich in den Längscanal *L*, *L* einsenken, Q^1, Q^1 zweite Serie von Quercanälen, *M*, *M* Malpighi'sche Körperchen, *N*, *N* Niere, *ST* Segmentaltrichter, *S* Schleifencanäle, *HS* Harnsamenleiter.

Samen durch ein zweites System von Quercanälen (*Q*, *Q*) zu den Malpighi'schen Körperchen und von hier aus gelangt er weiter durch das Canalsystem der Niere hindurch in den Harnsamenleiter (*HS*). Mit

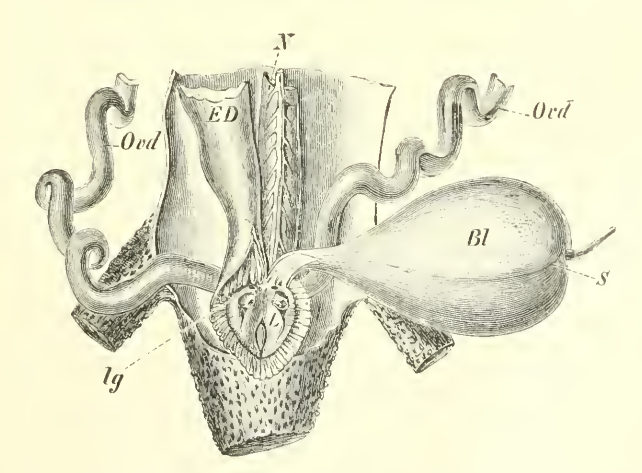


Fig. 291. Cloake einer weiblichen Salamandrina perspic., aufgeschnitten. *ED* und *Bl* Enddarm und Harnblase, beide an ihrer Einmündungsstelle in die Cloake aufgeschnitten. *S* Blasenfurche, *N* Nieren, *lg* Ausmündung der Leydig'schen Gänge (Harnleiter), *Cvd*, *Ovd* Oviducte, welche auf zwei Papillen münden. Links von der Schleimhautfalte *L* die Genitalpapille.

diesem Verhalten, das ich oben im Capitel über das Harnsystem bereits geschildert habe, stimmt auch der **männliche Geschlechtsapparat** aller **Urodelen** (Fig. 283 **A** *Ho*) und gewisser **Anuren** (Bufonen) principiell überein. Dabei unterliegt aber der Hoden in seiner äusseren Configuration den allermannigfaltigsten Schwankungen, ist entweder oval, an einem Ende zugespitzt, spindelförmig (Fig. 283 **A** *Ho*) (Urodelen) oder mehr rundlich (Anuren) (Fig. 284 *Ho*).

Bei Rana, Bombinator und Alytes emancipiren sich die Vasa efferentia des Hodens mehr und mehr von dem Harnsystem, d. h. sie senken sich, ohne sich mit den Nierencanälchen zu verbinden, entweder direct in den Harnleiter ein (Rana), oder endigen sie der grösseren Mehrzahl nach blind, während sich nur die vordersten mit dem Harnleiter in directe Verbindung setzen (Bombinator). Bei Alytes endlich münden die Vasa efferentia am vorderen Nierenende in den Müller'schen Gang, ein in der Thierreihe ganz vereinzelt dastehendes Verhalten! (Eine Nachprüfung erscheint geboten). In den Müller'schen Gang, der also hier als Vas deferens fungirt, mündet der am hinteren Nierenende austretende Harnleiter, und erst nach der Vereinigung beider Gänge kann also von einem Harnsamenleiter die Rede sein.

Bei allen übrigen Amphibien sind zwar im männlichen Geschlecht die Müller'schen Gänge stets vorhanden, aber nur in mehr oder weniger rudimentärer Form. Sie laufen nahe dem lateralen Nierenrand gerade so weit wie die entsprechenden Organe beim Weibchen. Ein Lumen kann vorhanden sein oder fehlen und dasselbe gilt für ihre Communication mit der Bauch- und Cloakenhöhle.

Am Vorderende jedes Hodens der ächten Kröten, d. h. zwischen der Geschlechtsdrüse und dem Fettkörper, findet sich dasselbe röthlichgelbe Organ, welches Spengel beim Ovarium als **Bidder'sches Organ** bezeichnet hat. Es besteht in seinem Innern aus Kapseln, welche ihrem Bau nach im Wesentlichen mit ächten Eiern auf einer frühen Entwicklungsstufe übereinstimmen, auch entwickeln sie sich ganz wie die Eierstockseier. Eine von ihrer Seite erfolgende Hilfeleistung bei der Samenbereitung ist nicht erwiesen. Sicher ist anzunehmen, dass in einzelnen dieser Eikapseln eine Bildung von Samenkörpern erfolgt, so dass sie also sowohl die Bedingungen für die Entwicklung männlicher als weiblicher Geschlechtsstoffe enthalten. Die eigentliche physiologische Bedeutung dieses Organs genauer zu präcisiren, erscheint bis jetzt nicht möglich; man kann eben nur sagen, dass die Geschlechtsdrüsen der Kröten auch dann noch die Bedingungen für die Entwicklung beider Geschlechter enthalten, wenn das Stadium der geschlechtlichen Indifferenz bereits überschritten ist, und dass sie allmählich eine Umbildung erleiden (Knappe).

Die **Ovarien** der **Urodelen** sind immer nach einem und demselben Typus gebaut. Sie stellen einen ringsum geschlossenen, länglichen Schlauch mit continuirlichem Lumen dar. Im Gegensatz dazu zerfällt der Ovarialschlauch der **Anuren** in eine Längsreihe von (3—20) gänzlich getrennten Taschen oder Kammern. Hier wie dort ist ein Mesoarium stets gut entwickelt und nirgends handelt es sich um eine directe Verbindung zwischen den Eierstöcken und den Tuben. Letztere beginnen vielmehr weit vorne in der Leibeshöhle, in grosser Entfernung vom Vorderende der Niere. mit freier, trichterartiger Oeffnung und laufen

in der Jugend ziemlich gerade gestreckt, in der Brunstzeit aber reichlich geschlängelt und gewunden (Fig. 292 *Od*) nach hinten, am lateralen Nierenrand vorbei, zur Cloake. Kurz vor ihrer Ausmündung blähen sie sich häufig zu einem uterusähnlichen Körper auf und öffnen sich, nachdem sie sich zuvor wieder verjüngt, in der Regel getrennt auf je einer Papille in die Dorsalwand der Cloake (Fig. 292 *Ut*, *P*). Nur bei der Gattung Bufo und Alytes fliessen beide Oviductenden in einen unpaaren Canal zusammen.

In dem oben erwähnten aufgetriebenen Abschnitte der Tuben fügen sich die Eier, nachdem sie zuvor von Seiten der Eileiterdrüsen einen gallertigen Ueberzug erhalten haben, zu Ballen (Frösche) oder Schnüren (Kröten) zusammen.

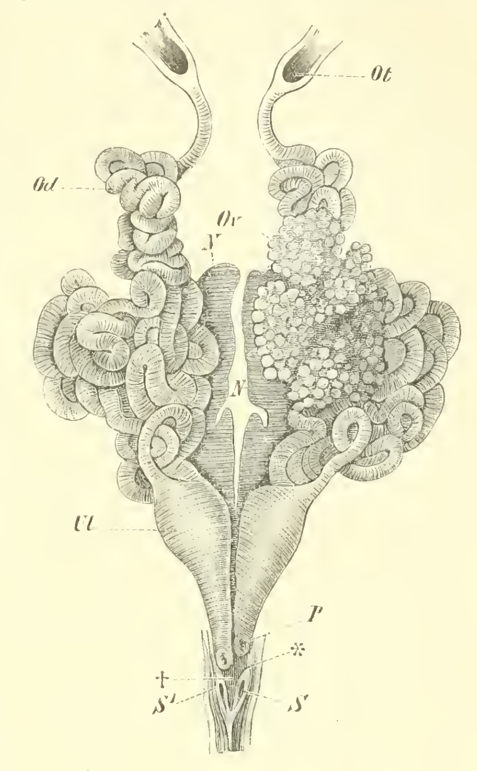


Fig. 292. Urogenitalapparat einer weiblichen Rana esculenta.

Ov Ovarium (das Ovarium der andern Seite ist entfernt), *Od* Oviduct, *Ot* Ostium tubae, *Ut* das aufgetriebene, uterusartige Hinterende des Oviductes, *P* Ausmündung desselben in die Cloake, *N* Niere, *S*, *S*[1] Ausmündungen der Ureteren in die Cloake, welche auf zwei, durch einen tiefen Intervall (†) von einander getrennten Längsfalten (*) liegen.

Nach P. und F. Sarasin sind die Eier des den fusslosen Lurchen angehörigen oviparen Epicrium glutinosum von besonderem Interesse, da sie ganz und gar an Sauropsideneier erinnern. Erstens sind sie oval und von auffallender Grösse (9 mm lang u. ca. 3 mm breit), zweitens besitzen sie einen mächtigen, strohgelben Dotter, der eine runde, weissliche Keimscheibe mit dunklerem Keimbläschen trägt. Ferner existirt die sogenannte Latebra und ihr Stiel wie im Vogelei. In den Oviducten werden sie von reichlichem Eiweiss umhüllt und die zähe Umhüllungsmasse zieht sich an jedem Eipol zu Chalazen aus, wodurch die einzelnen Eier untereinander perlschnurartig verbunden werden. Die Eier werden in die Erde abgelegt und zwar so, dass alle Chalazen nach der Mitte des Eiklumpens zusammengebogen werden. Um den Eiklumpen herumgeschlungen liegt die Mutter und übernimmt so, denselben gegen Feinde und Austrocknung schützend, selbst die Brutpflege. Die Befruchtung erfolgt innerlich, wie dies bei der starken Entwicklung der männlichen Begattungsapparate (vergl. diese) nicht anders zu erwarten ist. Die ganze Ei-Furchung verläuft im Innern des Mutterthieres und sie ist eine rein partielle, auf die Keimscheibe beschränkte. Unwillkürlich erinnert der Vorgang an denjenigen, welcher vom Reptilien- oder Vogel-Ei bekannt ist. Der mächtige, reich vascularisirte Dottersack bleibt lange Zeit erhalten; er schwindet erst,

wenn die Larve eine Länge von 6—7 cm erreicht hat. In diesem Stadium beginnen auch die äusseren Kiemen allmählich eine Rückbildung einzugehen. Die Thiere gehen ins Wasser, wo sie sich aalartig bewegen; sie besitzen nun weder äussere noch innere Kiemen, sondern nur ein äusseres Kiemenloch. Später wird das Wasserleben mit einem terrestrischen vertauscht.

Schliesslich sei hier noch einmal des schon öfters erwähnten Fettkörpers gedacht, der bei allen Amphibien in der Nähe der Geschlechtsdrüsen vorkommt und der sich aus adenoider Substanz, Fett, Leukocyten und zahlreichen Blutgefässen aufbaut. Er steht zu den Geschlechtsdrüsen in sehr wichtigen physiologischen (ernährenden) Beziehungen, und nur so lässt es sich erklären, dass die aus langem Winterschlaf erwachenden und viele Monate lang ohne Nahrung gebliebenen Thiere sofort, d. h. häufig schon in den ersten Tagen des Frühlings, Tausende von Nachkommen zu erzeugen im Stande sind. Wahrscheinlich handelt es sich dabei auch noch um eine im Interesse der Ei-Ernährung erfolgende Histiolyse des Muskelgewebes, wie sie von W. N. Parker bei Protopterus und von Miescher beim Salm nachgewiesen worden ist (Wiedersheim). Ganz dasselbe gilt wohl auch für viele Fische und Reptilien, und auch an die Winterschlafdrüse gewisser Säuger möchte ich hierbei erinnern (vergl. auch das Capitel über die Beziehungen zwischen Mutter und Frucht).

Reptilien und Vögel.

Die das Urogenitalsystem der Anamnia und Amnioten betreffenden Unterschiede habe ich schon in der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung hervorgehoben, so dass ich hierauf nicht mehr zurückzukommen brauche.

Bei den Sauropsiden richtet sich die Form der Geschlechtsdrüsen im Allgemeinen nach derjenigen des Körpers. So werden wir sie bei Cheloniern mehr in die Breite, bei Schlangen und schlangenähnlichen Sauriern mehr in die Länge entwickelt finden. Im letzteren Falle — und dies gilt auch für die Lacertilier — zeigen sie insofern ein asymmetrisches Verhalten, als sich die Organe beider Seiten an einander gewissermassen vorbeischieben und so, statt neben einander, theilweise hinter einander zu liegen kommen.

Dadurch gewinnt jeder Eierstock einen genügenden Raum zu seiner Entfaltung und in jenen Fällen, wo es sich um die Entwicklung sehr grosser Eier handelt, kommt es sogar zum allmählichen Schwund des Organes der einen Seite, so dass z. B. bei den Vögeln nur noch der linke Eierstock zur vollen physiologischen Function gelangt.

Jedes **Ovarium** der Reptilien stellt einen vom Bauchfell überzogenen, fibrösen Sack dar, dessen Lumen von einem reich vascularisirten Netz- oder Balkenwerk durchzogen und von Eiern erfüllt wird. In den so entstehenden Lymphkammern geht bei Reptilien[1]) wie bei den Anamnia die Eifollikelbildung das ganze Leben hindurch vor sich, und dass dies auch für die Säugethiere (für den Menschen bis zu den klimakterischen Jahren) gilt, wurde schon früher erwähnt.

Die Oviducte[2]), in deren Wand sich zahlreiche Muskelelemente und Drüsen für die Schalenbildung finden, besitzen stets ein sehr weites,

1) Das Ureierlager findet sich bei der weiblichen Eidechse auf jeder Seite des Aufhängebandes vom Ovarium an der Dorsalfläche des letzteren.

2) Eine vorzügliche, auf die feineren histologischen Details des Sauropsiden-Oviductes, sowie auch namentlich auf die Ernährung des Eies seitens des Oviduct-Secretes eingehende Arbeit verdanken wir Maria Sacchi (vergl. das Literaturverzeichniss).

trichterförmiges Ostium abdominale und sind häufig in zahlreiche Querfalten gelegt. Zur Fortpflanzungszeit gewinnen sie an Umfang und erzeugen bei Vögeln viele Windungen[1]).

Von der Urniere und dem Wolff'schen Gange erhalten sich bei weiblichen Reptilien nur sehr spärliche, in fettiger Degeneration begriffene Reste

Fig. 293. Fig. 294.

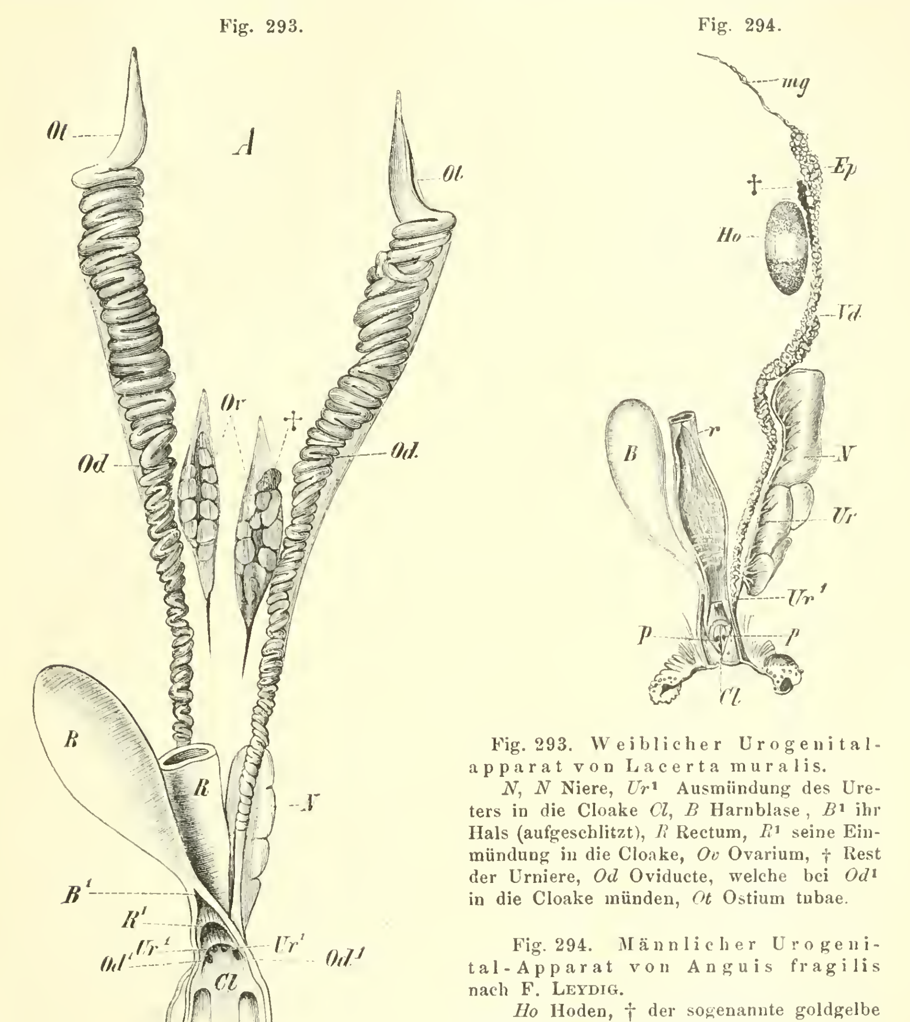


Fig. 293. Weiblicher Urogenitalapparat von Lacerta muralis.

N, *N* Niere, *Ur*¹ Ausmündung des Ureters in die Cloake *Cl*, *B* Harnblase, *B*¹ ihr Hals (aufgeschlitzt), *R* Rectum, *R*¹ seine Einmündung in die Cloake, *Ov* Ovarium, † Rest der Urniere, *Od* Oviducte, welche bei *Od*¹ in die Cloake münden, *Ot* Ostium tubae.

Fig. 294. Männlicher Urogenital-Apparat von Anguis fragilis nach F. Leydig.

Ho Hoden, † der sogenannte goldgelbe Körper (Nebenniere), *Ep* Nebenhoden, *Vd* Vas deferens, *p*, *p* Ausmündung des mit dem Ureter-Ende (*Ur*, *Ur*¹) vereinigten Vas deferens auf einer Papille der dorsalen Cloakenwand *Cl*, *B* Harnblase, *r* Rectum, *N* Niere, *mg* Rudiment des Müller'schen Ganges.

1) Nicht selten kommt bei Vögeln eine Art von Hermaphroditismus („Androgynie, Hahnenfedrigkeit") zur Beobachtung. In diesem Fall nimmt dann ein weibliches Thier Gewohnheiten (Stimme, Aeusserung des Begattungstriebes etc.) des männlichen an. Hand in Hand damit gehen Structuränderungen der Geschlechtsorgane, wie vor allem des Eierstockes, welcher keine Geschlechtszellen mehr aufweist, daneben treten aber auch Kamm-, Sporenbildungen und Gefiederfärbungen nach Art des Männchens auf. Von einem wahren anatomischen Zwitterthum ist bei Vögeln nirgends die Rede.

von gelbbrauner Farbe. Dieselben entsprechen dem Nebenhoden des Männchens und liegen in asymmetrischer Anordnung, d. h. nur in einer Reihe zwischen Oviduct und Wirbelsäule. Bei weiblichen Ophidiern, Cheloniern und Ascalaboten erhält sich der Wolff'sche Gang in grösserer Ausdehnung, als bei Sauriern.

Die **Hoden** der Sauropsiden stimmen in ihrer Lage mit den Ovarien überein (Fig. 287, 293, 294) und nehmen wie diese zur Fortpflanzungszeit an Umfang zu.

Sie stellen compacte, ovale, rundliche oder birnförmige Gebilde dar (Fig. 294 *Ho*) und bestehen aus einem Convolut vielfach gewundener Samencanälchen, die durch fibröses Gewebe zusammengehalten werden. Bei Vögeln finden sich häufig Grössenunterschiede zwischen rechts und links. Am lateralen Hodenrand liegt bei Reptilien (Lacerta, Anguis) der als Nebenniere zu deutende „goldgelbe Körper", und an derselben Stelle sieht man Quercanäle aus dem Hoden hervor- und in den Nebenhoden eintreten (Fig. 294 *Ep*).

Letzterer besteht ebenfalls aus vielfach verschlungenen Canälchen, und aus diesen geht endlich das gerade verlaufende, oder mehr oder weniger stark gewundene Vas deferens (Wolff'scher Gang) hervor (Fig. 294 *Vd*) und bricht bei Vögeln mit selbständiger Oeffnung in die Cloake durch. Bei Lacertiliern fliesst es kurz vor seinem Durchbruch mit dem hintersten Ende des Ureters zusammen.

Die männlichen Tuben sind stets nur in Rudimenten vorhanden, stimmen aber in ihrer Lage genau mit den weiblichen überein. Ihr Lumen ist häufig von Strecke zu Strecke unterbrochen, doch kann das Ostium abdominale offen sein (Emys europaea)[1]).

Säuger.

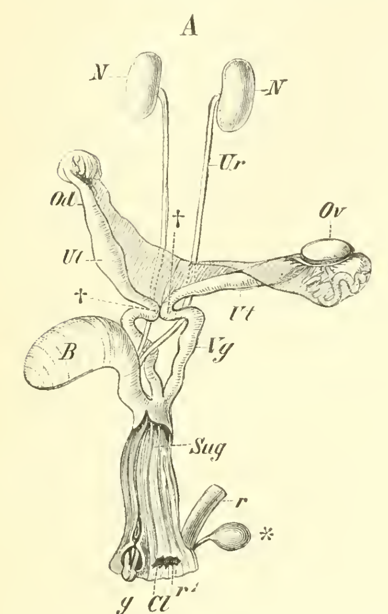
Hier erstreckt sich der Geschlechtsapparat nie mehr durch die gesammte Leibeshöhle, wie wir dies bei niederen Wirbelthiergruppen constatiren konnten, sondern er ist auf die Lenden- und Beckengegend beschränkt. Dazu kommt, dass es sich hier, im Zusammenhang mit den innigen früher schon erörterten Beziehungen zwischen Mutter und Frucht, um eine viel reichere Differenzirung der Geschlechtsorgane handelt, als dies bei den übrigen Wirbelthierklassen der Fall ist. Der Uebergang ist jedoch kein ganz unvermittelter, insofern sich bei den niedersten Formen der Säugethiere, d. h. bei **Schnabel-** und **Beutelthieren**, manche Anklänge an die Vögel und Reptilien finden.

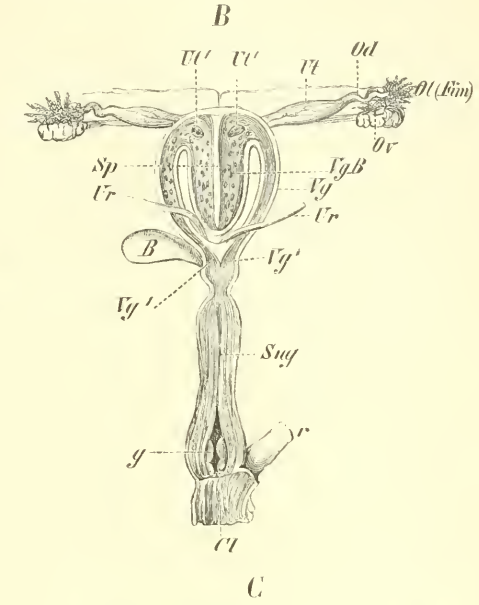
Dahin gehört, was die ersteren betrifft, der ovipare Charakter, ferner die traubige Beschaffenheit des linkerseits stärker entwickelten Ovariums, und die Fortdauer einer

1) Dann und wann finden sich, wie Howes gezeigt hat, bei männlichen Lacertiliern, wie z. B. bei Lacerta viridis, beide Oviducte mit weitem Ostium abdominale in eben so starker Entwicklung, wie im weiblichen Geschlecht. Wie bei letzterem, so übertrifft dann auch beim Männchen der rechte Oviduct den linken. Das cloakale Ende des linken Oviductes scheint, wie dies auch bei männlichen Selachiern beobachtet ist, als Samenblase zu fungiren. Der Hoden zeigt (im Gegensatz zu gewissen Amphibien (s. diese)) keine hermaphroditische Structur, sondern besitzt alle Attribute einer männlichen Geschlechtsdrüse.

Cloake, ferner das Getrenntbleiben der Müller'schen Gänge. Letzterer Punkt, welcher auch für die Marsupialier zutrifft, verdient seiner hohen morphologischen Bedeutung wegen eine ganz besondere Beachtung.

Es handelt sich, wie oben schon angedeutet, um die Fortdauer phy-





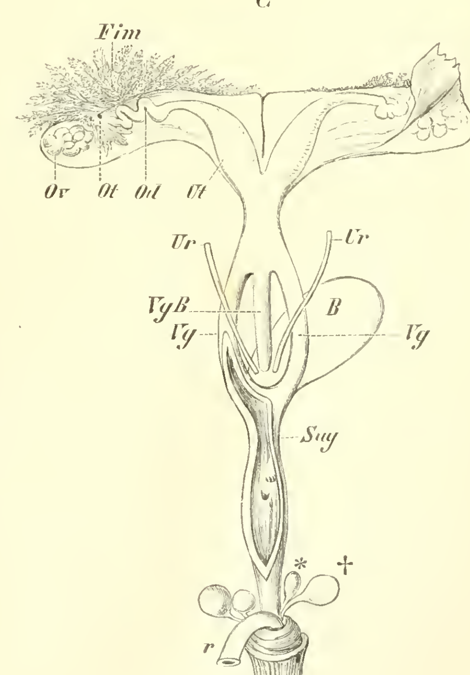


Fig. 295. Weiblicher Urogenitalapparat der Marsupialier. *A* von einer jungen Didelphys dorsigera *B* von Phalangista vulpina, Längsschnitt. *C* von Phascolomys Wombat.

Sämmtliche Figuren nach A. BRASS.

N, *N* Nieren, *Ur* Ureteren, *Ov* Ovarium, *Ot* Ostium tubae, (Fimbrien *Fim*), *Od* Oviduct, *Ut* Uterus, Ut^1 Einmündung des Uterus in den Vaginalblindsack *VgB*. † Abbiegungsstelle des Uterus von der Vagina *Vg*, Vg^1 Einmündung derselben in den Sinus urogenitalis *Sug*, *B* Harnblase, *r* Rectum, welches bei r^1 in die Cloake *Cl* einmündet, *g* Geschlechtsglied, † * Rectaldrüsen.

letisch und ontogenetisch niederer Zustände, und ich will deshalb die Verhältnisse der Didelphiden, welche den Monotremen am nächsten kommen, etwas eingehender beschreiben (Fig. 295 **A**).

Die von den Oviducten (*Od*) durch eine Anschwellung deutlich abgesetzten Uteri (*Ut*) treten mit ihren verjüngten Hinterenden in der Mittellinie bis zu unmittelbarer Berührung zusammen. An dieser Stelle (Fig. 295 **A** †) sind sie durch ein deutliches Orificium uteri jederseits von einem weiter nach hinten liegenden Abschnitte des Müller-schen Ganges, den man als **Vagina** bezeichnet, abgesetzt. Die beiden Vaginae (*Vg*) erzeugen eine nach oben gerichtete, henkelartige Krümmung, laufen dann nach hinten und senken sich in den langen Urogenitalsinus (*Sug*) ein. Die Ureteren (*Ur*) laufen hier, sowie bei allen übrigen Marsupialiern, bei denen eine ähnliche Anordnung der Vaginen auftritt, durch das von letzteren gebildete Thor hindurch zur Blase (*B*).

Von diesen Verhältnissen aus lassen sich die weiblichen Geschlechtsorgane dieser ganzen Thiergruppe leicht beurtheilen. So kann man sich z. B. gut vorstellen, wie sich bei Beutlern von der Art der Phalangista vulpina und des Phascolomys Wombat (Fig. 295 **B** und **C**) die obersten Enden der knieförmig gebogenen Vaginen (vgl. Fig. 295 **A** †) im Laufe der Stammesgeschichte immer enger aneinanderlegten und dann anfingen, sich gegen den Sinus urogenitalis nach abwärts zu erstrecken. Dadurch kam es zur Bildung eines Vaginalblindsackes (Fig. 295 **B, C** *VgB*), der bei weiterer Längenentwicklung schliesslich auf die obere Wand des Sinus urogenitalis treffen und jene — unter Erzeugung einer sogenannten dritten Vagina — durchbrechen musste. Dieser Zustand ist bei Macropus Benetti und Billardieri erreicht.

Was nun die über den Marsupialiern stehenden monodelphen Säugethiere betrifft, so kommt es in der weitaus grösseren Mehrzahl der Fälle durch Verschmelzung des hinteren Abschnittes der Müller'schen Gänge zu einer unpaaren Vagina und eine Cloake existirt nur in der Embryonalzeit. Jene Verschmelzung der Müller'schen Gänge kann nun aber auch weiter fortschreiten, und, je nach dem verschiedenen Grade der Verschmelzung, resultiren daraus die allerverschiedensten Formen des Uterus, wie dies auf Fig. 296 **A**—**D** dargestellt ist. Man spricht von einem **Uterus duplex, bicornis, bipartitus** etc.[1]). Die Primaten besitzen einen Uterus simplex (Fig. 296 **B**) und in diesem Falle prägt sich die ursprüngliche paarige Anlage der Müller'schen Gänge nur noch in den Oviducten aus. Letztere besitzen eine sehr verschiedene Form und sind an ihrem freien Ende (Ostium abdominale) häufig mit fransenartigen Anhängen besetzt. Die Ureteren umgreifen, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Marsupialiern, den Genitalschlauch stets von der Aussenseite[2]).

---

1) Auf Grund dieser Thatsachen fallen die beim Menschen hie und da vorkommenden „Missbildungen" der weiblichen Geschlechtswege unter den Begriff von Hemmungsbildungen resp. von Rückschlägen.

2) In Uebereinstimmung mit den Verhältnissen niederer Wirbelthiere (Amphibien, Reptilien) besteht jeder Müller'sche Gang in seiner Wandung aus zwei Muskelschichten, ganz ähnlich wie die Darmwand. Auf diese zwei ursprünglichen Schichten, welche auch bei Monotremen und Marsupialiern noch deutlich zu erkennen sind, lässt sich auch die stark modificirte Uterusmusculatur der höchsten Säuger, bei deren Aufbau die Gefässe eine Hauptrolle spielen, zurückführen.

Bei manchen Säugern, wie z. B. beim Menschen, findet sich an der Mündungsstelle der Scheide in den Urogenitalsinus eine sehr viel-

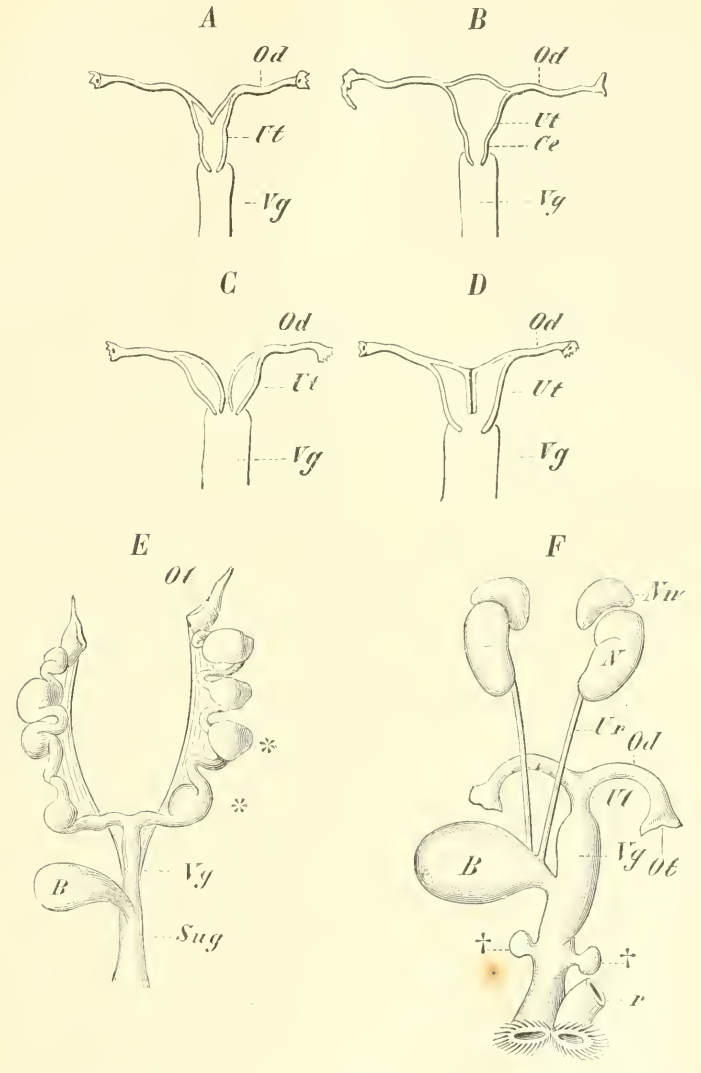


Fig. 296. Verschiedene Uterusformen. *A*, *B*, *C*, *D* Vier Schemata für die verschiedenen Grade der Verschmelzung der Müller'schen Gänge. *A* Uterus duplex, *D* U. bipartitus, *C* U. bicornis, *B* U. simplex.

E Weibl. Urogenitalapparat einer Mustelina mit Embryonen (* *) im Uterus, *F* vom Igel.

Od Oviducte, *Ut* Uterus, *Vg* Vagina, *Ce* Cervix uteri, *Ot* Ostium tubae, † † Accessor. Geschlechtsdrüsen, *r* Rectum, *Sug* Sinus urogenitalis, *N*, *Nn* Nieren und Nebennieren, *Ur* Ureteren, *B* Harnblase.

gestaltige Schleimhautfalte (**Hymen**). In topographischer Beziehung entspricht dieselbe, wie oben schon erwähnt, dem Colliculus seminalis (Caput gallinaginis) des männlichen Geschlechts.

Die **Ovarien** sind meistens klein, rundlich oder oval, an ihrer Oberfläche glatt, höckerig oder gefurcht. Die Stelle, wo die Gefässe und Nerven eintreten, besitzt keinen Bauchfellüberzug und wird als Hilus bezeichnet.

Bezüglich des feineren histologischen Verhaltens der Ovarien resp. der Eibildung verweise ich auf das früher Mitgetheilte.

In der Nachbarschaft der Ovarien, der Oviducte und des Uterus liegen die unter dem Namen des **Parovarium** bekannten Reste der Urniere. Es handelt sich gewöhnlich um kleine, blind geschlossene, netzebildende Schläuche, die durch einen Sammelgang unter sich in Verbindung stehen. Falls der damit im Zusammenhang stehende und in den Sinus urogenitalis einmündende Wolff'sche Gang bei weiblichen Thieren persistirt, so spricht man, wie oben schon erwähnt, vom **Gartner'schen Gang** (Fig. 279, **H**, *UNG, GG*).

Es ist vielleicht hier der passendste Moment, um des durch eine Duplicatur der Bauchhaut gebildeten Beutels, des Marsupiums, zu gedenken. Dieses tritt, wie schon bei der Schilderung des Integumentes erörtert wurde, zuerst bei Schnabelthieren auf und hat sich von hier auf die Marsupialier („Beutelthiere") fortvererbt. Er ist dazu bestimmt, das noch im Ei liegende (Monotremen) oder in gänzlich unreifem Zustand (Marsupialier) zur Welt kommende Junge aufzunehmen und so während der Lactation einen längeren Connex zwischen Mutter und Frucht zu vermitteln.

Je nach verschiedener Lebensweise des Thieres (kletternd, aufrecht stehend etc.) ist die durch einen Muskel verschliessbare Oeffnung des Beutels nach vorne oder nach hinten gerichtet. Auch auf das Männchen wird das Marsupium, wenn auch oft nur in schwachen Spuren, vererbt.

Was die **männlichen Geschlechtsorgane** der Säuger betrifft, so stimmen die **Hoden** bezüglich ihres locus nascendi mit den Ovarien bekanntlich überein. Während nun aber letztere in der weiteren Entwicklung in der Regel nur bis ins Becken herabwandern, können die Hoden unter Erzeugung des sogenannten **Leistencanales** (Canalis inguinalis) durch die Bauchdecken heraus- und bis in den Grund eines beutelartigen Anhanges der hypogastrischen Region, des **Hodensackes** oder **Scrotums**, vordringen. Dabei drängen sie das Peritoneum unter Bildung des sog. Canalis vaginalis vor sich her, und je nachdem letzterer offen bleibt oder obliterirt, können die Hoden während der Brunstzeit mit Hilfe des Musculus cremaster (ausgestülpte Fasern des M. obliquus abdominis int. und transv.) wieder in die Bauchhöhle zurückgezogen werden (Nager, Marsupialier, Chiropteren, Insectivoren etc.), oder bleiben sie (im zweiten Fall) zeitlebens aussen liegen.

Bei vielen Säugern bleibt der Hoden stets in der Bauchhöhle liegen. Er steht bezüglich seiner Grösse durchaus nicht immer in geradem Verhältniss zu derjenigen des Körpers und stellt einen rundlich-ovalen, glatten Körper dar, dessen fibröse Aussenhülle (Fig. 297 *A*) häufig, aber nicht immer Ausläufer (Trabekeln) ins Innere schickt (*t, t*). Dadurch werden die Samencanälchen in lappenartige Portionen gesondert (*L, L*) und zugleich entsteht ein Gitterwerk (Corpus Highmori †), durch welches das Rete Halleri, d. h. die Vasa efferentia testis (*Ve*) in den Nebenhoden (*NH*) übertreten.

In diesem angelangt, ballen sich die Samencanälchen zu den sogenannten Coni vasculosi und diese werden durch einen Sammelgang, das Vas epididymidis, unter einander verbunden (Fig. 297 *Cv*, *Cv*, *Vep*). Aus dem letzten Conus vasculosus geht dann das Vas deferens hervor (*Vd*) und dieses erzeugt an seinem Ende, kurz bevor es sich in den Sinus urogenitalis einsenkt, drüsenartige Ausstülpungen

Fig. 297.

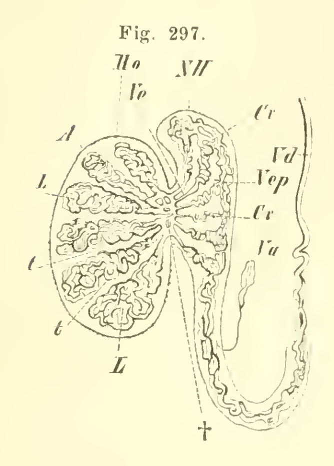


Fig. 298.

Fig. 297. Schematiche Darstellung des Säugethierhodens.

Ho Hoden, *NH* Nebenhoden, *Vd* Vas deferens, *A* Albuginea des Hodens, welche nach einwärts die Trabekeln *t*, *t* und das Corpus Highmori (†) erzeugt, *L*, *L* Läppchen der Samencanäle, *Ve* Vasa efferentia testis (Rete Halleri), *Cv* Coni vasculosi, die durch den Sammelgang *Vep* unter einander verbunden werden, *Va* Vas aberrans.

Fig. 298. Männlicher Urogenital-Apparat des Igels.

N Niere, *Ur* Ureter, *B* Harnblase, *Pm* Pars membranacea der Harnröhre, *Cpc* Corpora cavernosa, *Pp* Praeputium, *Gp* Glans penis, *PD* Praeputialdrüsen, *Cd* Cowper'sche Drüsen, *Pr*, *Pr*[1] die verschiedenen Lappen der Prostata, *Sb* Samenblasen, *Ho* Hoden, *Ep* Epididymis, *Vd*, *Vd*[1] Vas deferens.

(Vesiculae seminales), die bei Nagern und Insectenfressern (Fig. 298 *Sb*) eine ganz excessive Entwicklung erfahren können.

Jenseits von dieser Stelle werden die Samenleiter als Ductus ejaculatorii bezeichnet.

Ausser ihnen münden bei manchen Säugern Rudimente der Müller-schen Gänge in den Sinus urogenitalis.

Beim Menschen erhält sich nur das unterste (hinterste) Ende derselben, und zwar unter der Form eines unpaaren, in eine accessorische Geschlechtsdrüse, die **Prostata**, eingebetteten Bläschens (Uterus masculinus).

Die Glandula prostatica s. Prostata, welche den Sinus urogenitalis mehr oder weniger vollkommen umgiebt, besteht aus Drüsenschläuchen, die durch fibröses und musculöses Gewebe vereinigt werden und die ihr Secret in den Urogenitalsinus entleeren.

Begattungsorgane.

Bei männlichen **Petromyzonten** findet sich am Rand der Cloakenöffnung ein Organ, das auf den ersten Blick einem Penis sehr ähnlich sieht. Bei genauerer Prüfung aber erkennt man, dass es sich dabei um eine, unter der Herrschaft eines besonderen Muskels [1]) stehende, Ausstülpung der Körperwand, gewissermassen um eine röhrenartige Verlängerung des Porus abdominalis handelt. Ob jenes Gebilde als ein Copulationsorgan zu deuten ist, steht dahin.

Bei **Selachiern** männlichen Geschlechts wird ein modificirter Abschnitt der Bauchflosse als Copulationsorgan [2]) verwendet („Pterygopodium"). Es handelt sich um eine Anzahl beweglich unter einander verbundener, von einer Rinne durchzogener Knorpelstückchen, die aus Flossenstrahlen hervorgegangen zu denken sind.

Diese werden in zusammengeklapptem Zustand in die weibliche Cloake und von hier aus weiter in den Eileiter eingeschoben; dort werden sie durch einen besonderen Muskelmechanismus ausgebreitet, worauf der Samenerguss in den auf diese Weise künstlich erweiterten Oviduct erfolgt. In Verbindung mit diesem, nach Art gewisser chirurgischer Instrumente gebauten, Apparat steht eine von Muskelfasern umspannte tubulöse Drüse, welche durch eine sackartige Einsenkung des Integumentes gebildet wird und die in ihrem histologischen Verhalten an die Bürzeldrüse der Vögel erinnert.

Ob das von Brock bei dem zur Familie der Siluroiden gehörigen Plotosus anguillaris nachgewiesene drüsige und zugleich erectile Organ, welches hinter der Urogenitalpapille seine Lage hat, zur Geschlechtsfunction in irgend welcher Beziehung steht, ist vorderhand noch nicht sicher zu entscheiden, wenn auch die Wahrscheinlichkeit hierfür eine sehr grosse ist.

Beim Männchen der brasilianischen Teleostiergattung Girardinus ist die Analflosse durch die Entwicklung eines terminalen Zangenapparates und anderer Modificationen zu einem Copulationsorgan umgebildet, womit sich das Männchen während der Begattung am Weibchen festhält (H. v. Jhering).

Von anderen Gattungen mit ähnlichen Einrichtungen ist bei Knochenfischen wenig bekannt; bei manchen Cyprinodonten kommen Umbildungen der Analflossen vor.

Unter den **Amphibien** tritt bei manchen Urodelen an der Dorsalwand der Cloake eine **Papille** auf, die vielleicht als erste Andeutung eines äusseren Begattungsorganes im Sinn der höheren Wirbelthiere zu deuten ist. In welcher Art und Weise und ob sie überhaupt bei der Begattung eine Rolle spielt, ist nicht sicher constatirt. Wahrscheinlich

1) Der Muskel ist ein Derivat der Somiten (A. Dohrn).
2) Das Pterygopodium dient gleichzeitig als Locomotionsorgan.

handelt es sich unter jenen Urodelen, da, wo ein Amplexus beobachtet ist, wie z. B. bei Salamandra, um ein Umfasstwerden der weiblichen Cloake seitens der zur Brunstzeit ausserordentlich vergrösserten, stark angeschwollenen Cloakenlippen des Männchens.

In hohem Masse erectil ist der lang ausgezogene, männliche Cloakenkegel von Euproctus Rusconii (Triton platycephalus). Er ist bei beiden Geschlechtern vorhanden und öffnet sich nach hinten oder zugleich auch dorsalwärts gegen die Schwanzwurzel. Er ist aus einer Vergrösserung der die Cloakenöffnung umgebenden Lippen der übrigen Urodelen hervorgegangen zu denken.

Einzig und allein in der Reihe der Gymnophionen (Fig. 299 **A**, **B**) existirt bei den Männchen ein wirkliches äusseres Begattungsorgan, und zwar wird dasselbe durch die eine Länge bis zu fünf Centimetern erreichende, unter der Herrschaft einer reich entwickelten Musculatur stehende ausstülpbare Cloake dargestellt.

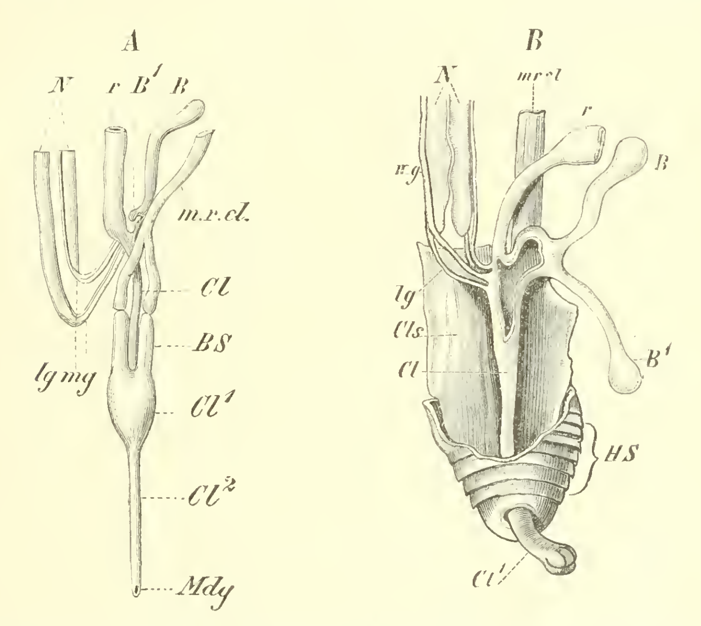


Fig. 299. Der hinterste Theil des Urogenitalapparates von Epicrium glutinosum (*A*) und von Coecilia lumbricoides (*B*). *Cl*, *Cl*¹, *Cl*² Die verschiedenen Abschnitte der Cloake, *BS* Blindsäcke derselben. Die Cloake ist auf Figur *A* in der Ruhelage, auf Fig. *B* in ausgestülptem Zustande dargestellt. *Cls* Cloakenscheide, *mrcl* M. retractor cloacae, *B*, *B*¹ die beiden Zipfel der Harnblase, *N* Niere, *lg*, *mg* Leydig'scher und Müller'scher Gang, *r* Rectum, *Mdg* Mündung der Cloake, *HS* Hautschienen.

Bei den **Reptilien** finden sich zwei Arten von Begattungsorganen: pie eine besitzen die Saurier, Schlangen,[1]) Scinke und Am-

---

1) Bei Schlangen finden sich sogenannte Praeputial-Drüsen. Sie sind sackartig gestaltet, sondern ein stark riechendes Secret ab und sind dorsalwärts an die Wirbelsäule befestigt.

phisbänen, die andere die Schildkröten und Crocodilier; an letztere schliesst sich diejenige der straussenartigen Vögel an.

Was zunächst die erstere Art betrifft, so handelt es sich um zwei, ausserhalb der Cloake, unter der Haut der Schwanzwurzel liegende, erectile Ruthen. Diese können durch einen complicirten Muskelmechanismus in die Cloake hereingezogen und von hier aus hervorgestülpt werden, worauf dann der Abfluss des Samens in einer spiralig verlaufenden Furche erfolgt.

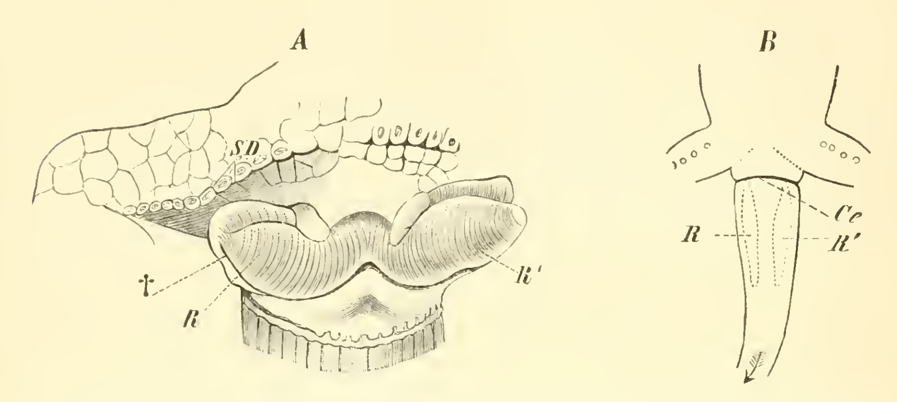


Fig. 300. Die beiden Ruthen *R*, *R*[1] von Lacerta agilis, in hervorgestülptem Zustande. Nach F. Leydig. Auf Fig. ***B*** sind sie durch die punktirten Linien in der Ruhelage, unter der Haut der Schwanzwurzel liegend, dargestellt.

† Die Spiralfurche, welche zum Abfluss des Samens dient, *Ce* querliegender Cloakenschlitz, *Sd* Schenkeldrüsen. Der Pfeil auf Figur ***B*** deutet die Richtung gegen das Schwanzende an.

Ueberall — und das gilt ebenso für die Chelonier und Crocodilier — finden sich auch im weiblichen Geschlecht, allerdings viel schwächer entwickelt, die Homologa der männlichen Ruthen. Sie sind gleichfalls paarig und werden als **Kitzler** oder **Clitoris** bezeichnet.

Im Gegensatz zu den Sauriern und Ophidiern besitzen die Begattungsorgane der Chelonier und Crocodilier, wie es scheint, nur eine geringe Ausstülpungsfähigkeit. Die Ruthe besteht aus zwei, mit der dorsalen Cloakenwand verwachsenen, mit ihren inneren Rändern medianwärts zusammenstossenden, fibrösen Platten („Seitenwülste" der Autoren), die je einen grossen, lacunären, strotzend mit Blut gefüllten Raum einschliessen, so dass man von echten Schwellkörpern (Corpora cavernosa) sprechen kann. Sie sind von der an organischen Muskeln sehr reichen Cloakenschleimhaut überzogen und begrenzen eine von ihrer Wurzel bis zu ihrem hinteren Ende, welches sich als Glans penis von der Cloakenwand frei erhebt, reichende Längsrinne. Letztere wird, zumal an ihrem Anfangstheil, von cavernösem Gewebe ausgekleidet.

Was die **Vögel** betrifft, so besteht hier das Begattungsorgan bei den meisten Ratiten, sowie auch bei manchen Carinaten (z. B. bei Schwimmvögeln) aus einem ausstülpbaren, durch zwei fibröse Körper gestützten Rohr, welches in der Ruhelage auf der linken Seite der Cloake

in vielen Windungen aufgewickelt ist. Das ausgestülpte Organ wird durch ein elastisches Band wieder zurückgezogen.

Die Copulationsorgane der **Säuger** zerfallen in zwei Gruppen; in die eine gehören diejenigen der Monotremen, in die andere die der übrigen Säugethiere. Von den letzteren bilden diejenigen der Marsupialier wieder eine Unterabtheilung; bei allen ist der weibliche Apparat, wenn auch in der Regel kleiner entwickelt und von der Harnröhre nicht durchbohrt, genau nach dem Typus des männlichen gebaut.

Während es sich bei Monotremen um einen an der Grenze zwischen Sinus urogenitalis und Cloake entspringenden und mit der ventralen Seite der letzteren verwachsenen Sack handelt, in welchem das Zeugungsglied geborgen liegt, entsteht dieses bei den übrigen Säugern aus dem an der vorderen Cloakenwand hervorwachsenden **„Genitalhöcker"**. An seiner Unterseite trägt dieser eine zur Mündung des Urogenitalsinus führende Rinne, die sich entweder, wie beim weiblichen Geschlecht, zeitlebens erhält, oder die zum Canal abgeschlossen wird, wodurch der Sinus urogenitalis eine bedeutende, röhrenartige Verlängerung erfährt; im letzteren Fall, der in der Regel nur das männliche Geschlecht betrifft, entwickeln sich drei, im ersteren nur zwei cylindrische, aus cavernösem Gewebe gebildete, durch ein Faserwerk unter

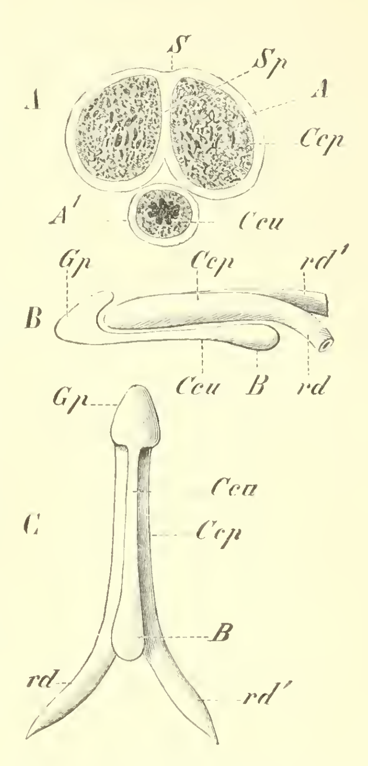


Fig. 301. Die Ruthe des Menschen, halbschematisch dargestellt. ***A*** Im Querschnitt. ***B*** Von der Seite. ***C*** Von der Ventralseite.

A Albuginea penis, *A*[1] Albuginea urethrae, *Sp* Septum zwischen den beiden Schwellkörpern des Penis, *S* Sulcus dorsalis penis, *Ccp* Corpus cavernosum penis, *Ccu* Corpus cavernosum urethrae, das sich bei *Gp* zur Glans penis entwickelt und bei *B* eine Auftreibung (Bulbus) erzeugt, *rd*, *rd*[1] Radices penis resp. corpora cavernosa penis.

einander verbundene und theilweise von Muskeln überzogene Schwellkörper, die dem Geschlechtsglied während der Copulation die nöthige Rigidität verleihen (Fig. 301 *Ccp, Ccu).*

Am vorderen Ende des Gliedes bildet sich die starken formellen Schwankungen unterliegende **Eichel** *(Gp)* **(Glans penis** resp. **clitoridis),** welche in einer Hautduplicatur, der **Vorhaut (Praeputium)** steckt und mit den sogenannten Wollustkörperchen [einer besonderen Art einfach gestalteter Tastkörperchen] versehen ist.

Ausser der **Prostata,** die von der den Sinus urogenitalis auskleidenden Schleimhaut aus ihre Entstehung nimmt, existiren bei beiden Geschlechtern noch andere accessorische Geschlechts-Drüsen, die ihr Sekret in den von den Schwellkörpern umschlossenen Theil der Urethra, bezw. unter die Vorhaut der Eichel ergiessen.

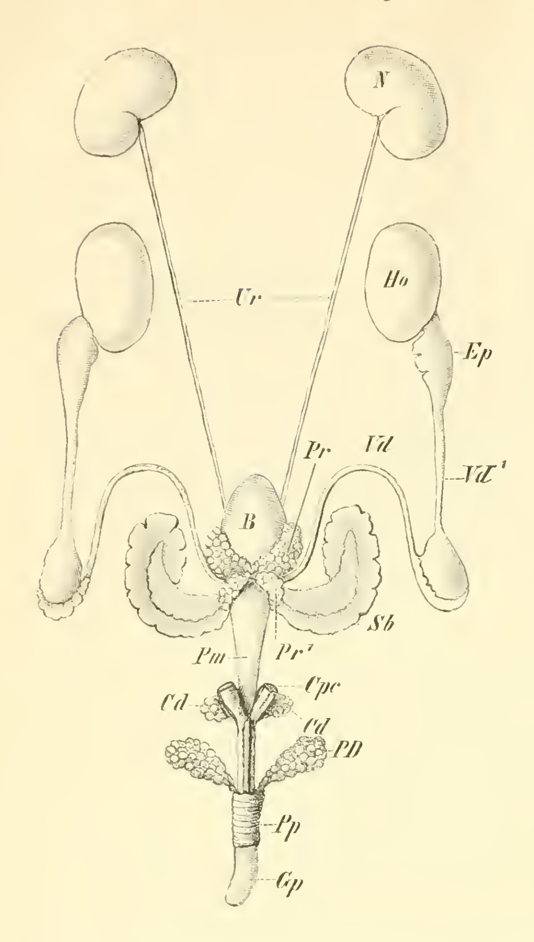


Fig. 302. Männlicher Urogenitalapparat des Igels. *N* Niere, *Ur* Ureter, *B* Harnblase, *Pm* Pars membranacea der Harnröhre, *Cpc* Corpora cavernosa, *Pp* Praeputium, *Gp* Glans penis, *PD* Praeputialdrüsen, *Cd* Cowper'sche Drüsen, *Pr*, *Pr*¹ Die verschiedenen Lappen der Prostata, *Sb* Samenblasen, *Ho* Hoden, *Ep* Epididymis, *Vd*, *Vd*¹ Vas deferens.

Erstere heissen bei Männchen die **Cowper'schen**[1]), bei Weibchen die **Bartholinischen**[2]) oder **Duverney'schen Drüsen**; letztere werden mit dem Namen der **Praeputialdrüsen** oder der **Tyson'schen Drüsen** bezeichnet. Alle unterliegen den mannigfachsten Form- und Grösseschwankungen und kommen entweder nur zu einem oder bis zu mehreren Paaren vor.

Die Cowper'schen Drüsen liegen im männlichen Geschlecht in der Nähe des hinteren Endes vom Corpus cavernosum urethrae, im weiblichen zu beiden Seiten des Scheideneinganges und münden hier in den letzten, stark verflachten Rest des Sinus urogenitalis aus, das sogenannte Vestibulum vaginae.

Die die äussere Scham des menschlichen Weibes umgebenden „grossen Lippen" sind fettreiche, behaarte Hautduplicaturen, welche sich weder bei den Anthropoiden, noch bei den übrigen Affen finden. Auch fehlt letzteren der Schamberg (Mons Veneris). Nur der Orangutan hat vielleicht eine schwache Spur grosser Schamlippen. Bei allen Affen bildet das auch dem Menschen zukommende, zweite Faltensystem, die Labia minora, die alleinige Begrenzung der Schamspalte. Sie erzeugen ein starkes Praeputium und Frenulum clitoridis und gehören entwicklungsgeschichtlich zum Geschlechtsglied, an dessen Unterfläche sie entstehen. Sie fallen also unter einen andern morphologischen Gesichtspunkt als die Labia majora. Die Affenclitoris ist relativ und absolut grösser, als die

1) Die Cowper'schen Drüsen kommen durchaus nicht allen Säugethieren zu; so fehlen sie z. B. manchen Carnivoren und allen Cetaceen.

2) Die Bartholini'schen Drüsen fehlen manchen Carnivoren, dem Schwein und allen Cetaceen.

menschliche; an ihrer Unterfläche ist sie bis zur Harnröhrenmündung hin gefurcht[1]). Zur Entwicklung eines eigentlichen Hymens kommt es bei den Affen nicht.

Auch die Weiber gewisser Stämme der äthiopischen Rasse zeichnen sich durch eine auffallend schwache Entwicklung der Labia majora, des Mons Veneris und des betreffenden Haarwuchses aus. Dem steht gegenüber eine bei Buschweibern unter dem Namen der Hottentottenschürze vorkommende Hypertrophie der kleinen Schamlippen und des Praeputiums der Clitoris. Die Vagina erscheint (wie bei Affen) glatter, nicht mit so starken Runzeln versehen, wie bei jungfräulichen Europäerinnen. Auch bei Japanerinnen sind die grossen Schamlippen sowie der Mons Veneris schwach entwickelt und behaart; auch die Labia minora erscheinen dürftig (Bischoff).

Nebennieren.

Diese Organe werden am besten im Anschluss an das Urogenitalsystem besprochen und zwar nicht nur, weil sie bei vielen Thieren in engster nachbarlicher Beziehung zu jenem stehen, sondern weil beide auch entwicklungsgeschichtlich zusammengehören. Gleichwohl ist ein physiologischer Connex zwischen beiden nicht nachzuweisen.

Ausser dem Urogenitalsystem spielt (wenn auch wahrscheinlich nur secundär) das **sympathische Nervensystem** bei ihrem Aufbau eine grosse Rolle, doch ist hier vieles noch dunkel. Ich werde später noch einmal darauf zurückkommen.

Die Anlage der Nebennieren geschieht rechts und links von der Wirbelsäule in bilateral-symmetrischer Weise.

Es soll sich dabei in der Reihe der Anamnia um Beziehungen zum Vornierenblastem handeln (?), während bei Amnioten nach Weldon die Urniere, d. h. die Geschlechtsstränge derselben, in Betracht kommen würden. Viel mehr Wahrscheinlichkeit besitzt die Behauptung Mihalcovics', dass die Nebennieren aus dem vordersten Abschnitt der Geschlechtsdrüse hervorgehen. Dabei handelt es sich um ein sehr frühes Entwicklungsstadium, in welchem die Sexualdrüse geschlechtlich noch nicht differenzirt ist. Nach erfolgter Trennung geht das zum Aufbau der Nebenniere verwendete Material andere physiologische Beziehungen ein, worin aber dieselben bestehen, ist gänzlich unbekannt. Eines ist aber festzuhalten, nämlich das, dass es sich hier wie dort um denselben genetischen Ausgangspunkt handelt, nämlich um das Coelum resp. Keimepithel.

Um nun noch einmal auf die Betheiligung des sympathischen Nervensystems zurückzukommen, so ist an der betreffenden Stelle eine Wucherung der Ganglienzellen des Grenzstranges vorhanden. Diese führt allmählich zu einer Abschnürung, wodurch das Nervengewebe zu den oben geschilderten Nebennierensträngen in Beziehung tritt. Während es nun aber bei Anamnia, wie z. B. bei Selachiern, zu keiner innigen Aneinanderlagerung beider Elemente kommt, beobachtet man bei höheren Vertebraten, wie vor Allem bei Säugethieren, Folgendes:

---

1) Die Clitoris stellt bald ein compactes Organ dar, bald ist sie durchbohrt. Letzteres gilt z. B. für die Nager, den Maulwurf, die Lemuriden u. a.

Das sympathische Nervengewebe liegt anfangs dem Convolut der Nebennierenstränge nur äusserlich an, bald aber wuchert es zwischen letztere hinein und kommt mehr und mehr centralwärts in die Maschen der das ganze Organ durchziehenden, bindegewebigen Gerüstsubstanz zu liegen. Die Folge davon ist, dass man eine aus den Nebennierensträngen bestehende **Rinden-** und eine aus sympathischen Elementen sich aufbauende **Markschicht** unterscheiden kann[1]).

Ich wende mich nun zur Schilderung des ausgebildeten Organs in der Reihe der Wirbelthiere.

Bei Selachiern liegen die Nebennieren in Form einer Doppelreihe kleiner 1—15 mm grosser Bläschen oder Läppchen rechts und links von der Wirbelsäule. Dieselben haben z. Th. eine segmentale Anordnung und zerfallen je in zwei Abschnitte. Der eine, welcher sich, wie oben schon erwähnt, aus mesodermalem Gewebe entwickelt, besteht aus geschlossenen, kernreichen, blasigen Gebilden, welche auch fetthaltige Zellen einschliessen können. Im zweiten, am anderen Läppchenende liegenden, Abschnitt trifft man sympathische Ganglienzellen, die mit ihrem Mutterboden, d. h. mit dem sympathischen Grenzstrang, durch zarte Nervenfäden zeitlebens in Verbindung bleiben.

Sie ziehen sich über das vordere Ende des Geschlechtstheiles der Urniere (vergl. das Urogenitalsystem) hinaus und verbinden sich weiter nach hinten so mit diesem und der eigentlichen Niere, dass sie leicht übersehen werden. Gerade im Bereich des Geschlechtstheiles der Urniere und der eigentlichen Niere zeigen sie eine streng segmentale Anordnung, während sie nach vorne unregelmässig werden und, mit einander confluirend, die sogenannten Axillarherzen bilden (Semper).

Bei Teleostiern sind die Nebennieren nicht überall in klarer und überzeugender Weise nachgewiesen; wo dies aber der Fall ist, handelt es sich, wie früher schon angedeutet wurde, um Beziehungen zu der in lymphoides (adenoides) Gewebe umgewandelten Vorniere. In andern Fällen aber sind sie enge mit der Niere (Urniere) verbunden[2]).

Bei Amphibien liegen sie entweder an der ventralen Seite der Urniere (Anuren) oder an deren medialem Rand (Urodelen).

Bei den Amnioten stellt die Nebenniere jeder Seite eine mehr einheitliche, in sich abgeschlossene Masse dar; während aber die Organe bei den Sauropsiden als ein goldgelbes, längliches, glattrandiges oder auch gelapptes Organ in unmittelbarer Nachbarschaft der keimbereitenden Drüsen getroffen werden, befinden sie sich bei Säugern, wo sie in einer gewissen Entwicklungsperiode sehr voluminöse Organe

---

1) Wie schon oben angedeutet, erheischen diese Vorgänge noch genauere Untersuchungen, denn die Angaben der verschiedenen Autoren lauten darüber bis jetzt noch sehr verschieden, ja widersprechen sich sogar zum Theil.

So fasst Gottschau die Marksubstanz bei Säugethieren nicht als eine nervöse, sondern als eine der Rinde ähnliche Masse auf, ja er scheint der Annahme zuzuneigen, dass sich die Marksubstanz geradezu aus der Rindenschicht entwickelt, dass also keine principiellen Unterschiede in der Genese beider existiren!

Er leugnet nicht das Vorkommen von nervösen Elementen in der Marksubstanz, allein er erklärt sie für so inconstant, dass man davon absehen müsse, sie als specifisch für dieselbe zu betrachten. Jedenfalls erfolgt nach seinen Untersuchungen die Anlage derselben ungleich später als diejenige der Rindenschicht.

2) Bei Dipnoërn sind die Nebennieren bis jetzt noch nicht nachgewiesen.

darstellen, in engster Verbindung mit den Nieren (Fig. 289 **B**, *N*, *N*), und diesen Lagebeziehungen verdanken sie auch ihren Namen.

Ich kann dieses Capitel nicht abschliessen, ohne noch eines für die Nebennieren charakteristischen Umstandes Erwähnung gethan zu haben: ich meine ihren ausserordentlichen Blutreichthum. Die zahlreichen und verhältnissmässig starken Arterien stammen aus der Aorta, allein es handelt sich ausserdem noch um einen Pfortaderkreislauf. Derselbe ist nachgewiesen bei Amphibien und Reptilien, und die zuführenden Venen stammen aus der Vena portarum renalis.

Jener grosse Blutreichthum spricht für eine das ganze Leben andauernde wichtige physiologische Function der Nebennieren; worin aber letztere besteht, lässt sich bis jetzt durchaus nicht angeben und alle darüber aufgestellten Meinungen erheben sich nicht über den Werth von Hypothesen. Immerhin soll aber hier eine Beobachtung von Gottschau Erwähnung finden, die den Schluss erlaubt, dass jene Organe (bei Säugern wenigstens) vielleicht zum Geschlechtsleben in irgend welcher Beziehung stehen.

Die Nebennieren scheinen nämlich bei trächtigen Kaninchen ein weit kleineres Volumen zu besitzen, als bei nicht trächtigen und bei männlichen Thieren. Dabei zeigt sich die Rindensubstanz an ihrer Aussenzone verbreitert, an ihrer inneren dagegen vermindert, und letzteres gilt auch für die Marksubstanz.

Ob die von Gottschau angenommene sekretorische Function der Nebennieren, wobei das Sekret in die Vena cava inferior hinein abfliessen soll, durch künftige Untersuchungen bestätigt werden wird, möchte ich bezweifeln.

Zum Schlusse sei noch des grossen Reichthums der Nebennieren vieler Säugethiere an Pigment, Lymphbahnen und Lymphfollikeln Erwähnung gethan. Was das Pigment betrifft, so handelt es sich um sehr zierliche, einen deutlichen ovalen Kern besitzende, Sternzellen, welche miteinander anastomosirend ein weitverzweigtes Pigmentnetz darstellen und in der Regel den Capillaren entlang angeordnet sind. Bald trifft man dieses Pigmentgewebe weniger, bald überaus reichlich entwickelt, was wohl auf verschiedenen physiologischen Zuständen des Organes beruht. Es erscheint nicht unmöglich, dass das Pigment von der Nebenniere selbst producirt, mit der Lymphe fortgeführt und in die zunächst liegenden Lymphdrüsen, welche sich häufig genug pigmentirt zeigen, abgelagert wird. Von diesem Gesichtspunkt aus würden dann die Lymphgefässe, welche sowohl peripher als auch central angeordnet sind und welche die Blutgefässe an Zahl weit übertreffen, als die von den alten Anatomen so lange Zeit vergeblich gesuchten Ausführungsgänge der specifischen Producte der Nebennieren angesprochen werden dürfen (H. Stilling).

Literatur.

A. Urogenitalorgane.

Allgemeines.

G. Balbiani. *Leçons sur la génération des Vertébrés* Paris 1879.

J. Beard. *The Origin of the segmental duct in Elasmobranchs. Anat. Anz. II. Jahrg.* 1887.

E. van Beneden. *Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand et Leipzig* 1883.

R. Bonnet. *Ueber die ektodermale Entstehung des Wolff'schen Ganges bei den Säugethieren. Münch. Medic. Wochenschrift Nr.* 30. *Jahrg.* 1887.

V. v. Ebner. *Zur Spermatogenese der Säugethiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI.* 1888. (*Enthält ein ausführl. Litteraturverzeichniss.*)

W. Flemming. *Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Arch. f. Anat. und Physiol.* 1886.

M. Fürbringer. *Zur vergl. Anat. und Entw.-Gesch. der Excretionsorgane der Vertebraten. Morph. Jahrb. Bd IV.* 1878. (*Enthält ein ausführl. Litteraturverzeichniss.*)

W. Haacke. *Ueber die Entstehung des Säugethiers Biol. Centralbl. Bd. VIII.* 1888.

R. Heidenhain. *Mikrosk. Beitr. zur Anat. und Physiol. der Niere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X.* 1874.

Lereboullet. *Rech. sur l'anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés. Nov. Act. Academ. Leop.-Car.* 1851.

H. Ludwig. *Ueber die Eibildung im Thierreich. Arb. aus d. zool.-zootom. Institut zu Würzburg. Bd. I.* 1874.

E. Martin. *Ueber die Anlage der Urniere beim Kaninchen. Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1888.

V. von Mihalcovics. *Entwickl. des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internat. Monatsschrift für Anat und Histol. Bd. II.* 1885.

K. Mitsukuri. *The ectoblastic Origin of the Wolffian Duct in Chelonia Zool. Anz. XI. Jahrg.* 1888.

W. Nagel. *Das menschliche Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI.* 1888.

R. Semon. *Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzirung zum Hoden. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XXI. Bd. N. F. XIII.* 1887. (*Enthält ein ausführl. Litteraturverzeichniss.*)

C. Semper. *Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für die übrigen Wirbelthiere. Arb. a. d. zool.-zootom. Institut zu Würzburg. Bd. II.* 1875.

Derselbe. *Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. Ebendaselbst Bd. II.*

Graf F. Spee. *Ueber directe Betheiligung des Ektoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Meerschweinchens. Arch. f. Anat. und Physiol.* 1884.

J. v. Perényi. *Entwickl. des Amnion, Wolff'schen Ganges und der Allantois bei den Reptilien. Zool. Anz. XI. Jahrg.* 1888.

W. Waldeyer. *Bau und Entwicklung der Samenfäden (Referat). Anat. Anzeiger. II. Jahrg.* 1887. (*Enthält eine erschöpfende Literaturübersicht über die Spermatogenese.*)

Derselbe. *Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII* 1888.

A. Weismann *Ueber die Vererbung. Jena* 1883.

Derselbe. *Ueber Leben und Tod. Jena* 1884.

Derselbe. *Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Centralbl. Bd. IV.* 1885.

Derselbe. *Die Continuität des Keimplasmas. Jena* 1885.

Derselbe *Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung. Jena* 1886.

J. W. van Wijhe. *Die Betheiligung des Ektoderms an der Entwicklung des Vornierenganges. Zool. Anz. IX. Jahrg.* 1886.

Specielle, auf einzelne Thierklassen sich erstreckende Arbeiten.

F. M. Balfour. *A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London* 1878.

E. Beddard. *Observat. on the Ovarium Ovum of Lepidosiren (Protopterus). Proc. Zool. Soc. London* 1886.

A. Brass. *Beitr. zur Kenntniss des weibl. Urogenitalsystems der Marsupialier. Inaug.-Diss. Leipzig.* 1880.

M. Braun. *Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arb. a. d. zool.-zootom Institut zu Würzburg. Bd. IV.* 1877.

J. Brock. *Beitr. zur Anat. und Histol. der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morphol. Jahrb. Bd. IV.* 1878.

G. Cattaneo. *Sugli organi riproduttori femminli dell' Halmaturus Benetti Gould. Milano.* 1882.

J. T. Cunningham. *On the Structure and Development of the reproductive Elements in Myxine glutinosa. Quart. Journ. of Microscop. Science. Vol. XXVII. N. S.* 1887.

M. Fürbringer. *Zur Entwicklung der Amphibienniere. Heidelberg* 1877.

W. Haacke. „*Meine Entdeckung des Eierlegens der Echidna hystrix*". *Zool. Anz. VII. Jahrg.* 1884.

F. Leydig. *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen.* 1872.

W. Müller. *Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. Bd. IX.* 1875.

G. Paladino. *Ulteriori ricerche sulla distruzione e rinnovamento continuo del parenchima ovarico nei mammiferi etc.* (*Dal Laboratorio d'Istologia e fisiologia generale dell' Università di Napoli*) *Napoli.* 1887.

(*Ein Auszug dieser Arbeit findet sich im Anat. Anzeiger. Jahrg. II.* 1887).

E. Pflüger. *Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig.* 1863.

H. Rathke. *Ueber die Geschlechtstheile der Fische. Neueste Schrift der naturf. Gesellsch. z. Danzig. Bd. I. Halle* 1824.

Derselbe. Zur Anatomie der Fische. Arch. f. Anat und Physiol. 1836.

M. Sacchi. *Contribuzione all' Istologia dell' ovidotto dei Sauropsidi. Atti Soc. Ital. di Sc. Nat. Vol. XXX. Milano* 1887.

J. W. Spengel. *Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeit. a. d. zool.-zootom. Institut der Univ. Würzburg. Bd. III.* 1876.

F. Stuhlmann *Zur Kenntniss des Ovariums der Aalmutter* (*Zoarces viviparus, Cuv.*). *Abhandl. aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. Bd. X. Hamburg* 1887.

Tafani. *Sulle condizioni uteroplacentari della vita fetale. Firenze.* 1886.

Turner. *Observations on the Structure of the human placenta. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. VII.* 1873.

Derselbe. Some general observations on the placenta with special reference on the theorie of evolution. Ebendaselbst. Vol. XI. 1877.

Derselbe. Lectures on the anatomy of the placenta. Edinburgh. 1876.

(*In diesen Arbeiten Turner's und Tafani's findet sich die wichtigste Literatur über die Placenta verzeichnet*).

W. Waldeyer. *Ueber den Placentarkreislauf des Menschen. Sitz.-Ber. d. Preuss. Acad. d. Wissensch. zu Berlin VI.* 1887.

Derselbe. Eierstock und Ei. Leipzig 1870.

R. Wiedersheim. *Salamandrina persp. Genua* 1875.

Derselbe. Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

J. W. van Wijhe. *Ueber die Entwicklung des Excretionssystemes und andrer Organe bei Selachiern. Anat. Anz. III. Jahrg.* 1888.

B. Nebennieren.

M. Braun, *Ueber Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien. Arbeit. a. d. zool.-zootom. Institut der Univ. Würzburg. Bd. V.*

Janosik, *Bemerkungen über die Entwicklung der Nebenniere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII.* 1883

V. von Mihalcovics, *vergl. die Litteratur der Urogenitalorgane.*

Mitsukuri, *On the development of the Suprarenal Bodies in Mammalia Quart. Journ. of Microsc. Science. London. N. S.* 1882.

Räuber, *Zur feineren Structur der Nebennieren. Inaug.-Dissert. Berlin.* 1881.

H. Stilling, *Zur Anatomie der Nebennieren, Virchow's Archiv Bd. CIX.* 1887.

W. Weldon, *On the Head Kidney of Bdellostoma with a suggestion as to the origin of the Suprarenal Bodies. Stud. from the Morphol. Laboratory in the University of Cambridge. Vol. II.* 1884.

Derselbe, On the Suprarenal Bodies of Vertebrata. Quart. Journ. of Microsc. Science. 1885.

Register.



Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 503





